

## REPRODUCTION ET DEVELOPPEMENT DES CHONDRICHTHYENS

Jean Mellinger

Laboratoire de biologie animale, Faculté des Sciences  
Université de Reims, B.P. 347, 51062 Reims Cedex

---

**Mots-clés** : Vertébrés, poissons, Chondrichthyes, reproduction, oeuf, développement, dimorphisme sexuel, accouplement, spermatogenèse, vitellogenèse, ovulation, gestation, placenta, foie, fécondité, cycle, migration, facteurs du milieu

**Key words** : Vertebrates, fishes, Chondrichthyes, reproduction, egg, development, sexual dimorphism, pairing, spermatogenesis, vitellogenesis, ovulation, gestation, placenta, liver, fecundity, cycle, migrations, environmental conditions

---

### Résumé

Poissons actuels les plus primitifs, les Chondrichthyens constituent un groupe homogène du point de vue de leur reproduction et de leur développement : oeufs télolécithes, glandes nidamentaires, fécondation interne, ptérygopodes du mâle, structure très typique des appareils génitaux mâle et femelle, faible fécondité. Ils présentent, en dehors de l'oviparité primitive, les types de viviparité les plus divers. Les faits classiques concernant la physiologie de la reproduction de ces poissons sont exposés, ainsi que certains résultats récents, sous la forme d'une revue bibliographique.

### Abstract

#### Reproduction and development of Chondrichthyan fishes

Chondrichthyes, considered as the most primitive extant fishes, are well characterized by a set of reproductive and developmental features, comprising telolecithal eggs, nidamental glands, an internal fertilization, copulatory claspers, typical organizations of both the male and female genital systems, and a low fecundity. They exhibit various types of viviparity, besides the primary oviparous mode of reproduction. Classic facts known about the physiology of reproduction in these fish are reviewed, together with several recent results.

---

## INTRODUCTION

La classe des Chondrichthyens compte plus de 800 espèces vivantes. Comparés aux Téléostéens, c'est peu ; mais la diversité des tailles, des formes, des régimes alimentaires, l'existence d'une viviparité présentant toutes les variantes possibles, ouvrent un large champ à la recherche. La position systématique de ces poissons parmi les Vertébrés, en tant que Gnathostomes les plus primitifs, suscite également l'intérêt.

Les deux sous-classes, Holocéphales (chimères) et Sélaciens sont actuellement bien distinctes. La découverte récente d'un gisement fossile exceptionnel, vieux de 320 millions d'années (Carbonifère inférieur), a révélé la présence d'un ensemble de taxons plus complexes, déjà diversifiés, dont les relations phylétiques ne sont pas encore clarifiées, mais qui nous rapprochent de la souche commune des deux sous-classes actuelles (Janvier & Lund, 1985 ; Lund, 1986). Les Chondrichthyens se seraient substitués à l'énorme groupe des Arthrodires, alors disparus. Ils ne semblent pas en dériver, et forment donc un groupe monophylétique, le plus primitif des Poissons (Lelièvre, 1986).

Cette opinion des systématiciens et des paléontologistes rejoint heureusement ce qui constituait déjà une évidence pour tout zoologiste connaissant la structure des organes internes de ces poissons, en particulier celle, très typique, de l'appareil génital mâle (Van Den Broek, 1932 ; Matthews, 1950 ; Botte *et al.*, 1963 ; Stanley, 1963 ; Jones & Jones, 1984). L'existence d'un plan d'organisation très constant et caractéristique, pour le système hypothalamo-hypophysaire va dans le même sens (Mellinger, 1964 ; Honma *et al.*, 1987).

Par ailleurs, les Chondrichthyens ont développé très tôt dans leur évolution une stratégie reproductive originale, associant les traits suivants : oeuf du type télolécithe, fragile, nécessitant - au moins chez les formes ovipares - une enveloppe protectrice (coque protéique + « blanc » polysaccharidique), élaborée dans les glandes nidamentaires des oviductes ; ceci entraîne la nécessité d'une fécondation préalable, interne, ces glandes servant à stocker les spermatozoïdes. Dans l'accouplement, le mâle se sert de ses ptérygopodes, organes copulateurs typiques, différenciés dans le secteur médial des nageoires pelviennes chez l'embryon. Ces organes existaient dès le Dévonien supérieur (Harris, 1951) ; leur absence chez certains fossiles signifie sans doute qu'il s'agissait de femelles. Naturellement, le développement est direct : à la naissance (qu'il s'agisse d'une éclosion ou d'une parturition), la forme du corps est déjà celle d'un adulte.

L'utilisation du vitellus se fait essentiellement, semble-t-il, par sa digestion dans l'intestin de l'embryon, où il est transféré progressivement, à partir d'un certain stade du développement, à travers le canal vitellin, depuis la vésicule vitelline externe (VVE) (Mellinger & Wriesez, 1988). Toutefois, des aspects ultrastructuraux évoquant une digestion partielle du vitellus par la VVE ont été décrits (Jollie & Jollie, 1967 a ; Hamlett *et al.*, 1985 a). L'achèvement du transfert, immédiatement suivi de la résorption de la VVE par autolyse, précède d'assez loin la naissance, qu'il s'agisse d'une espèce ovipare (éclosion) ou vivipare (parturition). La VVE est donc une annexe embryonnaire externe, qui se flétrit, alors que le vitellus des Téléostéens est résorbé dans une vésicule close, en

position intra-abdominale. La VVE des Chondrichthyens n'est pas non plus comparable au sac vitellin des Oiseaux, qui assure lui-même la résorption du vitellus.

Chez les Sélaciens vivipares, la taille des nouveau-nés est particulièrement forte, comparée à celle de la mère, mais cela n'est pas forcément dû à un apport de substances organiques d'origine maternelle (maternotrophie) : souvent, la simple utilisation des réserves vitellines (lécithotrophie) l'explique. On enregistre ici, en effet, des records de taille pour les ovocytes mûrs. L'unique ovocyte du centrophore (*Centrophorus granulosus*) mesure 15 cm de diamètre et pèse en moyenne 336 g (Capapé, 1985 a).

Chez les espèces ovipares de Chondrichthyens (Holocéphales, Rajidae, Heterodontidae, presque tous les Scyliorhinidae, Hemiscyllidae et certains autres Orectolobiformes), il s'y ajoute une particularité unique dans le monde animal : la pré-éclosion. Elle consiste en une ouverture anticipée de la coque, longtemps avant l'éclosion, grâce à la digestion du blanc par les hydrolases de la « glande de l'éclosion », située sur le rostre de l'embryon. Tous les autres Vertébrés Anamniotes possèdent ce type de glande transitoire, qui leur sert uniquement pour l'éclosion. Les Chondrichthyens ovipares l'utilisent pour éliminer le blanc de la coque, lorsque l'embryon atteint une certaine taille et que la VVE est complètement développée, protégeant ainsi le vitellus dont la fragilité est extraordinaire. A partir de ce stade, la respiration de l'embryon, aux mouvements natatoires très actifs, ne peut plus être assurée uniquement par la diffusion de l'oxygène à travers la coque (Diez & Davenport, 1987), aussi la pré-éclosion a-t-elle une autre fonction essentielle : le dégagement des ouvertures préformées de la coque (« ouïes »), au nombre de 4 chez les Sélaciens (fentes près des angles), 100-200 chez les Holocéphales (fentes operculaires antérieures, série de pores caudaux : Dean, 1906 ; Wray & Wourms, 1978). L'eau de mer circule alors librement dans la coque, mais l'embryon et sa VVE pleine de vitellus y restent abrités. Enfin, la digestion complète du blanc dégage aussi l'extrémité d'éclosion de la coque, pourvue d'une suture assez fragile, qui devra être forcée pour que l'éclosion réussisse, au moins chez les Sélaciens. La glande de l'éclosion dégénère vite après la prééclosion.

Les Chondrichthyens ovipares présentent évidemment le type primitif de reproduction et de développement de cette classe de Poissons. Ils sont tous marins, alors qu'un certain nombre de Sélaciens vivipares sont euryhalins, ou confinés en eau douce. Nous pouvons supposer qu'aucune espèce n'a jamais pondu en eau douce, et que les formes fossiles d'eau douce devaient être vivipares. La viviparité, comme l'adaptation à l'eau douce, ne serait donc pas une acquisition récente.

La grande majorité des familles de Sélaciens a donné lieu à des études biométriques, monographies d'espèces courantes, donnant certaines caractéristiques de base comme la relation poids-longueur, la taille des femelles et des mâles au moment de la première maturité sexuelle, la fécondité, etc. Il serait trop long, et sans doute prématuré, de vouloir résumer ces travaux, mais nous en tiendrons implicitement compte, y compris certains travaux en cours de publication (Capapé, 1988), présentés oralement (Stevens, 1986), ou de diffusion restreinte (Teixeira Lessa, 1982). Citons, parmi les plus anciennes et les plus complètes de ces monographies, celle de Babel (1963) sur la pastenague californienne *Urolophus halleri*, ensuite celles de McLaughlin & O'Gower (1971) sur le requin-porc *Heterodontus*

*portusjacksoni*, Jones & Geen (1977) sur l'aiguillat *Squalus acanthias*, Capapé & Quignard (1980) sur *Squalus blainvillei*, et parmi les plus récentes celles de Castro et al. (1988) sur la roussette W-atlantique *Scyliorhinus retifer*, Notarbartolo Di Sciara (1988) sur les diables de mer (*Mobula* spp.). Les travaux sur les milandres (*Galeorhinus* spp.) sont analysés par Capapé & Mellinger (1988), ceux portant sur les torpilles (*Torpedo* spp.) par Mellinger (1981). Compagno (1984) a rédigé une faune complète des squales (Sélaciens Pleurotrèmes), contenant des renseignements inédits sur les espèces les moins bien connues.

Peu d'espèces se prêtent à une étude biologique et physiologique complète. Les migrations, la ségrégation des classes d'âge et des sexes, l'étroite localisation des nurseries, nuisent à la connaissance du cycle biologique. La grande taille et l'activité natatoire intense empêchent tout élevage. La petite roussette E-atlantique et méditerranéenne, *Scyliorhinus canicula* (L.) (souvent mal nommée), ovipare, a servi de matériel endocrinologique à J. M. Dodd et ses collaborateurs de 1960 à 1981, en Grande-Bretagne, et à moi-même pour des études plus descriptives des stades postembryonnaires (Mellinger, 1964, 1965 b, 1966, 1973 b, 1983), tandis que M. J. Alluchon-Gérard (1982) s'intéressait à l'embryon et au nouveau-né, dans mon laboratoire. G. Collenot (1969 a et b) a réussi l'élevage des roussettes mâles en aquarium, de l'oeuf jusqu'à leur maturité (7 ans), ce qui est remarquable.

De 1965 à 1978, j'ai étudié la torpille marbrée (*Torpedo marmorata*) à la Station biologique d'Arcachon et en aquarium à Reims, en vue d'analyser les mécanismes de la gestation (Mellinger, 1965 a, 1969, 1971, 1972, 1973 a, 1974, 1976, 1981 ; Mellinger & Dubois, 1973).

Aux USA, les recherches expérimentales sur la reproduction et le développement utilisent surtout *Squalus acanthias*, abondant le long des côtes de l'Atlantique (Bullesbach et al., 1986 ; Callard et al., 1985 ; Pudney & Callard, 1984 a et b, 1986 ; Kormanik & Evans, 1986 ; Mak & Callard, 1987 ; Tsang & Callard, 1987 a et b). La petite raie, *Raja erinacea*, est une espèce ovipare utilisable (Richards et al., 1963 ; Price, 1967 ; Kobb et al., 1984, 1986 ; Bullesbach et al., 1987).

L'espèce vivipare la plus favorable pour des recherches ultérieures sur le déterminisme du cycle annuel de reproduction et sur le déterminisme de la gestation me semble être la torpille ocellée (*Torpedo torpedo* = *T. ocellata*), qui est particulièrement abondante dans le golfe de Tunis (Quignard, 1973 ; Quignard & Capapé, 1974). En effet, le cycle de la torpille marbrée s'est révélé bisannuel sinon trisannuel, et relativement peu synchronisé.

Avant d'examiner les principaux aspects de la reproduction et du développement des Chondrichthyens, je signalerai l'existence de trois mises au point déjà publiées sur ce même sujet : Wourms (1977, 1981), Dodd (1983). Je n'exposerai pas les problèmes qui concernent plus particulièrement l'endocrinologie de ces poissons ; seuls certains points seront évoqués.

## ACCOUPLLEMENT

Les ptérygopodes sont creusés d'une gouttière spermatique dorsale, refermée en un canal dans la région proximale. Lors d'une stimulation électrique, ou durant le coït, le segment distal s'ouvre et – du moins chez les pleurotrèmes étudiés – se déploie en un « plateau podial » (Mellinger, 1973 b), servant à l'ancrage dans le vagin. Le sperme est émis par l'ouverture distale (hypopyle) du canal, dans lequel il parvient par un orifice proximal (apopyle), celui-ci pouvant être rapproché de la papille uro-génitale grâce à la rotation du ptérygopode en position contralatérale (adduction), mais sans qu'on ait pu observer de coaptation précise ni le transfert du sperme, depuis la papille jusque dans le canal (voir cependant La Marca, 1964). L'intérieur du plateau podial présente des reliefs et structures variés, très spécifiques. Au milieu se trouve un tissu érectile, formant le rhipidion.

Chaque canal spermatique reçoit le débouché d'un sac siphonal, profonde invagination épidermique en direction de la ceinture pelvienne. Ces sacs sécrètent du mucus, dont le rôle serait celui d'un diluant et d'un lubrifiant (Heath, 1961). Chez les Hypotrèmes (Sélaciens plats), la face dorsale de chaque siphon se différencie en une glande siphonale, dont l'hypertrophie au moment de la maturité réduit la lumière du sac. Celle-ci reçoit la sécrétion, laiteuse, par une série de papilles.

A la série de travaux déjà signalés autrefois (Mellinger, 1973 b) s'ajoutent les observations suivantes sur le comportement sexuel et l'accouplement de divers Sélaciens : Coles (1916), sur la mante et un diable de mer ; Price (1967), sur la petite raie ; Johnson & Nelson (1978), sur deux requins Carcharhinidae ; Klimley (1980), sur le requin-nourrice (*Ginglymostoma cirratum*) ; Dral (1980) sur *Chiloscyllium griseum* ; Tricas (1980), sur deux Mobulidae (*Aetobatis narinari*, *Myliobatis californica*) ; Reed & Gilmore (1981), sur la pastenague *Dasyatis centroura*, enfin Castro et al. (1988) sur *Scyliorhinus retifer*. L'introduction d'un seul ptérygopode se confirme, ainsi que la diversité des postures d'accouplement selon les espèces. La reconnaissance des femelles par les mâles serait basée sur l'olfaction (Johnson & Nelson, 1978) ; Stevens (1974) a relevé la présence de morsures, sans doute dues aux préliminaires d'accouplement, sur les femelles mûres du requin bleu (*Prionace glauca*), les autres femelles étant négligées par les mâles.

## CARACTERES SEXUELS SECONDAIRES

Parmi les différences sexuelles, certaines résultent d'actions hormonales (stéroïdes gonadiques, hormone antimüllerienne), d'autres semblent anhormonales dans l'état actuel des connaissances (« caractères somato-sexuels »). La différenciation des ptérygopodes chez l'embryon semble anhormonale (Chieffi, 1959 ; Thiébold, 1964), mais leur brusque croissance au moment de la maturation sexuelle est probablement induite par des hormones testiculaires. Bien que le caryotype ait été décrit dans de nombreuses espèces, on n'a pas signalé la présence de chromosomes sexuels.

Aux stades postembryonnaires, les études biométriques décèlent de nombreuses différences somatiques entre les deux sexes, portant sur la taille (taille de première maturité, taille maximale), le poids (poids total, poids de la carcasse), poids du foie, poids du tube digestif, poids des différentes glandes endocrines et des lobes hypophysaires. On peut

admettre qu'il s'agit de caractères sexuels secondaires, dont l'apparition au moment de la maturation sexuelle est contrôlée par les hormones stéroïdes gonadiques, par analogie avec ce qu'on connaît chez d'autres Vertébrés, où des expériences ont pu être faites. L'analyse biométrique, basée sur l'utilisation de la loi d'allométrie, permet dans chaque cas d'établir une loi de croissance relative, montrant quel est le « sexe neutre », obéissant à la relation de base, et le sexe subissant la différenciation du caractère étudié, ce qui se traduit par une déviation à partir de la relation de base. Lorsque les anneaux de croissance vertébraux sont assez nets pour permettre de déterminer l'âge, on peut examiner ces différences du point de vue de la croissance absolue. Aucune étude, pour l'instant, n'a pleinement mis à profit ces possibilités.

Depuis la publication d'une première synthèse sur les caractères sexuels secondaires des Chondrichthyens (Mellinger, 1966), j'ai découvert chez la torpille marbrée un dimorphisme spectaculaire : le mâle ne dépasse pas 40 cm, alors que la femelle atteint 63 cm de longueur (Mellinger, 1971, 1981). La maturité sexuelle intervient exactement à 24 cm de longueur dans le golfe de Gascogne, et se traduit par une brusque augmentation du poids des testicules et des glandes siphonales, ainsi que de la longueur des ptérygopodes. De plus, le lobe ventral de l'hypophyse (gonadotrope) présente alors une brusque hypertrophie, lorsqu'on compare sa croissance relative à celle du lobe ventral des femelles. Le reste de l'hypophyse montre également des modifications structurales (Mellinger, 1969). Le dimorphisme sexuel du lobe ventral a été retrouvé par Dodd chez la chimère *Hydrolagus colliei* (Dodd et al., 1982).

La différence de taille et de poids, au bénéfice des femelles, est très générale chez les Chondrichthyens. Les mâles sont plus précoces, croissent parfois moins vite et meurent plus jeunes. On a signalé deux cas d'inversion de ce dimorphisme : chez la narcine *Discopyge tschudii* (Garcia, 1984) et le Scyliorhinidé *Schroederichthys bivius* (Menni, 1986), le mâle adulte est nettement plus gros que la femelle. Ceci pose un problème intéressant. La théorie des stratégies reproductives cherche à expliquer toute différence dans le cycle biologique, observable entre les sexes ou entre des espèces voisines, comme une adaptation à un écosystème particulier. Mais il faudrait également faire intervenir ici la théorie de la sélection sexuelle (Darwin), et connaître les particularités du comportement sexuel et de l'accouplement de ces deux espèces, afin d'expliquer l'inversion du dimorphisme. Une mise au point récente (Capapé 1985 c) décrit le dimorphisme sexuel des différentes espèces qu'il a étudiées en Tunisie.

L'inventaire des caractères sexuels secondaires cutanés, en particulier chez les raies (*Raja* spp.), n'a pas reçu toute l'attention désirable de la part des systématiciens. Il conviendrait par la suite, pour chaque espèce, d'établir la relation précise qui doit exister entre les comportements d'accouplement et la disposition des écailles placoïdes spéciales (épines alaires, épines malaires, denticules pelviens, etc), présentes chez la femelle, le mâle, ou dans les deux sexes.

## PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DES FEMELLES

### - Vitellogenèse

On savait que l'injection d'oestradiol à la femelle immature augmentait sa calcémie, comme chez d'autres Vertébrés. Craik (1978 a, b et c) a montré chez la roussette qu'il existe bien un précurseur des protéines vitellines, élaboré par le foie des femelles adultes et transporté dans le sang : c'est la vitellogénine, une phosphoprotéine calcique. Curieusement, l'ablation totale de l'hypophyse n'agit que sur son utilisation, et non pas sur sa biosynthèse.

On sait peu de choses sur la physiologie ovarienne et la mise en place du vitellus. Le stock d'ovocytes semble définitivement établi chez l'embryon, du fait que tous apparaissent en préméiose, avec des chromosomes plumeux. On peut signaler une étude ultrastructurale des premiers stades de l'ovogenèse (Lukina, 1987), et une autre portant sur la structure des follicules (Dodd & Dodd, 1980). Chez certaines espèces vivipares, la vitellogenèse reste bloquée durant toute la gestation (Torpedinidae ; certains Squalidae : *Centroscyrnus* spp., Yano & Tanaka, 1988). Dans la mesure où elles présentent un cycle annuel synchronisé (cas de *Torpedo torpedo*), on peut déterminer la chronologie précise de l'accroissement ovocytaire et en étudier les mécanismes. Chez *T. marmorata*, j'ai observé à l'automne la phase dite de « grand accroissement », et j'ai décrit l'hypertrophie caractéristique des cellules gonadotropes du lobe ventral de l'hypophyse qui l'accompagne et subsiste jusqu'au moment de l'ovulation, en plein hiver (Mellinger & Dubois, 1973 ; Mellinger, 1976, 1981).

Castro *et al.* (1988) ont pu observer chez la roussette *Scyliorhinus retifer* la présence dans l'unique ovaire d'une série d'ovocytes, groupés par paires, dont les diamètres sont échelonnés à peu près de 2 en 2 mm jusqu'au maximum de 18 mm qui correspond à l'ovulation. Compte tenu de l'intervalle moyen entre les doubles ovipositions d'une même femelle en aquarium (soit 14-16 jours), ils estiment la vitesse de croissance d'un ovocytes à 1 mm par semaine. S'il était possible de répéter ce type d'observations sur d'autres espèces ovipares, on aboutirait à une bien meilleure connaissance de la fécondité, actuellement très controversée (Capapé, 1985 b).

### - Ovulation

Personne n'a encore trouvé d'ovule en cours d'ovulation ou même en cours de transport dans la cavité abdominale. En tenant compte de l'intervalle de ponte de la roussette (Mellinger, 1983), qui est de 5 jours à un mois en captivité, avec une moyenne de 9 à 16 jours selon les femelles, j'espérais en voir dans l'abdomen, au cours des nombreuses dissections réalisées à Roscoff. Or le stade postovulatoire le plus précoce était celui, classique, d'un ovule logé dans chacune des glandes nidamentaires, au-dessus d'une demi-coque.

On observe un « pore d'ovulation » très large, visible à l'oeil nu sur les gros ovocytes ovariens. L'étude histologique montre qu'il s'agit d'une plage circulaire d'épithélium péritonéal, accolée au follicule. Chez la roussette, la torpille marbrée, et probablement chez tous les Chondrichthyens, les ovocytes pondus sont d'une extrême fragilité, ce qui empêche jusqu'à présent leur étude cytologique (impossibilité de les fixer, sauf *in*

situ dans le tractus génital), autant que l'abondance du vitellus (coupes histologiques impossibles). Ceci est dû à la minceur de la membrane vitelline. Dans ces conditions, quelles sont les modalités permettant leur passage par le pore, leur transport vers le pavillon des trompes, et leur entrée dans les oviductes, sans rupture ?

Chez la roussette, l'unique ovaire libère ses ovules du côté ventral, dans un espace dégagé entre les viscères, espace prolongé entre les deux lobes du foie vers l'avant par une gouttière. Ce dispositif me semble destiné à canaliser les ovules vers l'unique pavillon, situé sur le septum transverse, sous l'oesophage. Metten (1939) l'avait déjà remarqué, mais pensait que d'autres itinéraires étaient possibles. Il n'a pas observé l'ovulation, mais il a procédé à des simulations du transport ovulaire en utilisant des ovocytes extraits de l'ovaire (sans doute encore entourés de leur follicule). Le transport serait dû à une ciliature des organes abdominaux. Tout cela mériterait de nouvelles études microscopiques et expérimentales.

Pour évaluer les pertes éventuelles, occasionnées par l'ovulation et ses suites chez les espèces vivipares, on peut compter les follicules post-ovulatoires, longuement persistants, et dénombrer parallèlement les oeufs ou les embryons logés dans l'utérus gravide (Mellinger, 1971). Chez la torpille marbrée, sur 28 femelles gravides, 24 avaient autant d'oeufs en développement que de follicules vides, et les 4 femelles restantes ont probablement perdu 1 ou 2 oeufs par le cloaque. Il n'y avait aucune perte liée à l'ovulation elle-même.

Ce décompte diffère de la méthode adoptée par Capapé (1985 b), où la « fécondité ovarienne » (comparée à la « fécondité utérine ») représente le nombre d'ovocytes « majeurs », c'est-à-dire ceux qui d'après leur diamètre paraissent destinés à une prochaine ovulation. Tous ne seront pas libérés, quelques-uns étant résorbés sur place. En effet, l'ovaire des Chondrichthyens contient habituellement des follicules atrétiques, de coloration jaune vif ou brune. Les cellules folliculeuses phagocytent l'ovocyte, puis le follicule lui-même se résorbe. L'atrésie peut survenir à tous les stades de la vitellogenèse, et constitue probablement un moyen de régulation de fécondité.

En règle générale, les Chondrichthyens ovipares ont une double ovulation, suivie d'une double oviposition, et ceci indépendamment de la présence d'un seul ou de deux ovaires, plus ou moins dissymétriques. Comment les deux ovules sont-ils recrutés parmi les nombreux ovocytes majeurs ? On l'ignore. En tout cas, Dodd (1983) et Castro *et al.* (1988), chez les roussettes *Scyliorhinus canicula* et *S. retifer*, ont observé clairement l'émergence périodique de couples d'ovocytes plus gros, destinés à l'ovulation.

Mais il existe au moins deux exceptions à cette règle de la double ovulation. La raie géante du Pacifique (côtes de l'Orégon), *Raja binoculata*, produit deux coques contenant chacune 1 à 7 ovules ou embryons, le plus souvent 3 ou 4 (Hitz, 1964). Quant au petit requin corallien *Chiloscyllium griseum*, il pond ses oeufs par quatre, uniovulés (Dral, 1980).

Chez les vivipares, la taille de la portée est directement déterminée par le nombre d'ovocytes majeurs, mais il existe un certain déchet, provoqué surtout par l'atrésie (Capapé, 1985 b).



Les variations des concentrations plasmatiques des principaux stéroïdes sécrétés par l'ovaire (oestradiol, testostérone, progestérone), au cours du cycle d'ovulation et d'oviposition de la petite raie, ont été suivies par Kobb *et al.* (1986). Les taux d'oestradiol et de testostérone reflètent les progrès de la vitellogenèse, tandis que la progestérone est sécrétée en quantité nettement supérieure au moment présumé de l'ovulation. On peut donc conclure à l'existence probable d'une succession de pics sécrétoires comparable à celle du cycle oestral des Mammifères : oestradiol -> LH -> progestérone. La sécrétion des coques par les glandes nidamentaires correspond, notons-le, à de faibles taux de ces hormones.

Dodd & Duggan (1982) ont signalé que le stress dû au chalutage des roussettes provoque l'ovulation.

#### - Glandes nidamentaires

L'élaboration de l'enveloppe de l'oeuf (coque + blanc) n'est pas strictement liée à l'ovulation, comme le montre la présence assez fréquente (raies, roussettes), à la dissection, d'une paire de coques sans ovule, ou d'une coque « vide » dans un oviducte, l'autre étant pleine. Dans ce cas, on peut vérifier l'absence d'ovules ou de restes d'ovules dans la cavité abdominale. Les coques sans ovule, également obtenues par oviposition, correspondent donc à un défaut d'ovulation.

Chez la roussette en captivité (Mellinger, 1983), la pesée des oeufs pondus successivement par chaque femelle a révélé l'existence d'une décroissance régulière de la quantité de blanc et du poids de la coque, sur plusieurs mois, sans variation du volume ovulaire.

La présence de l'ovule dans la glande nidamentaire en pleine activité n'est cependant pas sans influence sur la masse de l'enveloppe. Les coques « vides » sont souvent plus petites. Inversement, on rencontre des coques à deux ovules, nettement plus longues (Foulley & Mellinger, 1980). On remarque d'ailleurs, dans une même population de roussettes, que la longueur des coques varie beaucoup plus que leur largeur : la première est réglée par le déroulement du programme sécrétoire, la seconde est strictement liée au diamètre transversal de la glande.

La notion de programme est une évidence, si l'on tient compte du mode de sécrétion des coques : la glande produit d'abord les vrilles (roussettes) ou les cornes (raies) situées à l'extrémité caudale, puis la coque elle-même en lui conférant des formes bien précises, et finit par les vrilles ou cornes situées de part et d'autre de l'extrémité d'éclosion. Ces opérations successives mettent en oeuvre des parties différentes de la glande, qui interviennent d'une manière parfaitement modulée en fonction d'un programme hautement spécifique, si l'on observe le produit final à la fois dans ses formes et dans ses détails structuraux.

La partie antérieure de la glande sécrète le blanc. Bien que sa structuration soit moins spectaculaire, elle n'en existe pas moins : chambre centrale pour loger l'ovule, scellés obturant les ouïes, etc. Il est clair qu'un programme unique doit exister pour coordonner la sécrétion de la coque avec celle du blanc. On ignore tout des mécanismes assurant cette programmation. Il s'agit probablement d'un système nerveux local, ou de régulations paracrines, ou des deux en même temps. Jusqu'ici, on n'a prêté

attention qu'aux structures glandulaires (Wourms & Sheldon, 1972 ; Rusaouen, 1976, 1978 ; Wray & Wourms, 1978).

Chez les Sélaciens vivipares, les glandes existent et sécrètent presque toujours une enveloppe plus ou moins simplifiée, uni - ou pluriovulaire, qui disparaît plus ou moins tôt pendant la gestation. Lorsqu'un placenta se forme, la coque persiste et forme une couche très fine, coincée entre la VVE et l'endomètre. Cette pellicule manquerait chez le requin bleu (Otake & Mizue, 1985).

Cependant, la sécrétion correspondant à la coque disparaît complètement chez les Torpedinidae et chez deux *Centroscymnus* (Squalidae) (Yano & Tanaka, 1987). Mais les glandes persistent, et sécrètent une masse muqueuse protégeant mécaniquement les oeufs utérins, au début de la gestation.

Il est très possible que les glandes nidamentaires des Chondrichthyens soient les glandes les plus compliquées que l'on connaisse. Mais elles ont encore d'autres fonctions. C'est à leur niveau uniquement que l'on trouve des spermatozoïdes, chez la petite roussette comme dans bien d'autres espèces, sauf bien entendu en période d'accouplement (cf. Richards *et al.*, 1963). En aquarium, en l'absence de mâles, les raies et les roussettes femelles peuvent pondre des oeufs fécondés durant des mois, et même plus de 2 ans chez les roussettes (843 jours chez *Scyliorhinus retifer* : Castro *et al.*, 1988). L'attraction des spermatozoïdes par les sécrétions de la glande, leur nutrition, les moyens permettant leur maintien dans la glande malgré le passage de nombreux ovules et l'activité sécrétoire intense qui y règne, constituent des sujets inexplorés. Le problème de leur redistribution entre les deux oviductes, à la suite d'une insémination unilatérale, a déjà été posé précédemment (Mellinger, 1973 b).

#### - Oviposition

Le comportement d'oviposition a été observé en aquarium par Dral (1981), pour *Chiloscyllium*, et chez *Scyliorhinus* spp. par différents auteurs (cf. Castro *et al.*, 1988). Ces petits requins de fond accrochent leurs oeufs à des supports bien choisis, en aquarium comme en mer, de telle sorte que les pontes sont concentrées à certains endroits. Après avoir réussi à accrocher l'extrémité des vrilles caudales au support, la femelle tourne autour pour les ficeler solidement, puis elle tire pour extraire la coque du vagin, enfin elle reprend sa nage circulaire pour ficeler les vrilles antérieures (cette dernière opération n'existe pas pour les *Chiloscyllium*, dont la coque porte une touffe de fins filaments adhésifs).

Les *Scyliorhinus* pondent leur 2<sup>e</sup> oeuf dans un délai de quelques minutes à 2-3 jours. *Chiloscyllium griseum* pond des groupes de 4 oeufs, dans un délai de 20 minutes à 2 jours.

Le comportement d'oviposition est très différent chez *Heterodontus*, qui « visse » ses oeufs dans des fissures rocheuses. En effet, la coque est ici de forme hélicoïdale (McLaughlin & O'Gower, 1971).

#### - Modifications gravidiques

Les travaux de Ranzi (1932, 1934, 1936 a et b, 1937), résumés dans plusieurs traités, constituent encore une référence très utile, dans la mesure où cet auteur a établi des bilans chimiques du développement pour

## REPRODUCTION ET DEVELOPPEMENT DES CHONDRICHTHYENS

Jean Mellinger

Laboratoire de biologie animale, Faculté des Sciences  
Université de Reims, B.P. 347, 51062 Reims Cedex

---

**Mots-clés** : Vertébrés, poissons, Chondrichthyes, reproduction, oeuf, développement, dimorphisme sexuel, accouplement, spermatogenèse, vitellogenèse, ovulation, gestation, placenta, foie, fécondité, cycle, migration, facteurs du milieu

**Key words** : Vertebrates, fishes, Chondrichthyes, reproduction, egg, development, sexual dimorphism, pairing, spermatogenesis, vitellogenesis, ovulation, gestation, placenta, liver, fecundity, cycle, migrations, environmental conditions

---

### Résumé

Poissons actuels les plus primitifs, les Chondrichthyens constituent un groupe homogène du point de vue de leur reproduction et de leur développement : oeufs télolécithes, glandes nidamentaires, fécondation interne, ptérygopodes du mâle, structure très typique des appareils génitaux mâle et femelle, faible fécondité. Ils présentent, en dehors de l'oviparité primitive, les types de viviparité les plus divers. Les faits classiques concernant la physiologie de la reproduction de ces poissons sont exposés, ainsi que certains résultats récents, sous la forme d'une revue bibliographique.

### Abstract

#### Reproduction and development of Chondrichthyan fishes

Chondrichthyes, considered as the most primitive extant fishes, are well characterized by a set of reproductive and developmental features, comprising telolecithal eggs, nidamental glands, an internal fertilization, copulatory claspers, typical organizations of both the male and female genital systems, and a low fecundity. They exhibit various types of viviparity, besides the primary oviparous mode of reproduction. Classic facts known about the physiology of reproduction in these fish are reviewed, together with several recent results.

---

## INTRODUCTION

La classe des Chondrichthyens compte plus de 800 espèces vivantes. Comparés aux Téléostéens, c'est peu ; mais la diversité des tailles, des formes, des régimes alimentaires, l'existence d'une viviparité présentant toutes les variantes possibles, ouvrent un large champ à la recherche. La position systématique de ces poissons parmi les Vertébrés, en tant que Gnathostomes les plus primitifs, suscite également l'intérêt.

Les deux sous-classes, Holocéphales (chimères) et Sélaciens sont actuellement bien distinctes. La découverte récente d'un gisement fossile exceptionnel, vieux de 320 millions d'années (Carbonifère inférieur), a révélé la présence d'un ensemble de taxons plus complexes, déjà diversifiés, dont les relations phylétiques ne sont pas encore clarifiées, mais qui nous rapprochent de la souche commune des deux sous-classes actuelles (Janvier & Lund, 1985 ; Lund, 1986). Les Chondrichthyens se seraient substitués à l'énorme groupe des Arthrodires, alors disparus. Ils ne semblent pas en dériver, et forment donc un groupe monophylétique, le plus primitif des Poissons (Lelièvre, 1986).

Cette opinion des systématiciens et des paléontologistes rejoint heureusement ce qui constituait déjà une évidence pour tout zoologiste connaissant la structure des organes internes de ces poissons, en particulier celle, très typique, de l'appareil génital mâle (Van Den Broek, 1932 ; Matthews, 1950 ; Botte *et al.*, 1963 ; Stanley, 1963 ; Jones & Jones, 1984). L'existence d'un plan d'organisation très constant et caractéristique, pour le système hypothalamo-hypophysaire va dans le même sens (Mellinger, 1964 ; Honma *et al.*, 1987).

Par ailleurs, les Chondrichthyens ont développé très tôt dans leur évolution une stratégie reproductive originale, associant les traits suivants : oeuf du type télolécithe, fragile, nécessitant - au moins chez les formes ovipares - une enveloppe protectrice (coque protéique + « blanc » polysaccharidique), élaborée dans les glandes nidamentaires des oviductes ; ceci entraîne la nécessité d'une fécondation préalable, interne, ces glandes servant à stocker les spermatozoïdes. Dans l'accouplement, le mâle se sert de ses ptérygopodes, organes copulateurs typiques, différenciés dans le secteur médial des nageoires pelviennes chez l'embryon. Ces organes existaient dès le Dévonien supérieur (Harris, 1951) ; leur absence chez certains fossiles signifie sans doute qu'il s'agissait de femelles. Naturellement, le développement est direct : à la naissance (qu'il s'agisse d'une éclosion ou d'une parturition), la forme du corps est déjà celle d'un adulte.

L'utilisation du vitellus se fait essentiellement, semble-t-il, par sa digestion dans l'intestin de l'embryon, où il est transféré progressivement, à partir d'un certain stade du développement, à travers le canal vitellin, depuis la vésicule vitelline externe (VVE) (Mellinger & Wriesez, 1988). Toutefois, des aspects ultrastructuraux évoquant une digestion partielle du vitellus par la VVE ont été décrits (Jollie & Jollie, 1967 a ; Hamlett *et al.*, 1985 a). L'achèvement du transfert, immédiatement suivi de la résorption de la VVE par autolyse, précède d'assez loin la naissance, qu'il s'agisse d'une espèce ovipare (éclosion) ou vivipare (parturition). La VVE est donc une annexe embryonnaire externe, qui se flétrit, alors que le vitellus des Téléostéens est résorbé dans une vésicule close, en

position intra-abdominale. La VVE des Chondrichthyens n'est pas non plus comparable au sac vitellin des Oiseaux, qui assure lui-même la résorption du vitellus.

Chez les Sélaciens vivipares, la taille des nouveau-nés est particulièrement forte, comparée à celle de la mère, mais cela n'est pas forcément dû à un apport de substances organiques d'origine maternelle (maternotrophie) : souvent, la simple utilisation des réserves vitellines (lécithotrophie) l'explique. On enregistre ici, en effet, des records de taille pour les ovocytes mûrs. L'unique ovocyte du centrophore (*Centrophorus granulosus*) mesure 15 cm de diamètre et pèse en moyenne 336 g (Capapé, 1985 a).

Chez les espèces ovipares de Chondrichthyens (Holocéphales, Rajidae, Heterodontidae, presque tous les Scyliorhinidae, Hemiscyllidae et certains autres Orectolobiformes), il s'y ajoute une particularité unique dans le monde animal : la pré-éclosion. Elle consiste en une ouverture anticipée de la coque, longtemps avant l'éclosion, grâce à la digestion du blanc par les hydrolases de la « glande de l'éclosion », située sur le rostre de l'embryon. Tous les autres Vertébrés Anamniotes possèdent ce type de glande transitoire, qui leur sert uniquement pour l'éclosion. Les Chondrichthyens ovipares l'utilisent pour éliminer le blanc de la coque, lorsque l'embryon atteint une certaine taille et que la VVE est complètement développée, protégeant ainsi le vitellus dont la fragilité est extraordinaire. A partir de ce stade, la respiration de l'embryon, aux mouvements natatoires très actifs, ne peut plus être assurée uniquement par la diffusion de l'oxygène à travers la coque (Diez & Davenport, 1987), aussi la pré-éclosion a-t-elle une autre fonction essentielle : le dégagement des ouvertures préformées de la coque (« ouïes »), au nombre de 4 chez les Sélaciens (fentes près des angles), 100-200 chez les Holocéphales (fentes operculaires antérieures, série de pores caudaux : Dean, 1906 ; Wray & Wourms, 1978). L'eau de mer circule alors librement dans la coque, mais l'embryon et sa VVE pleine de vitellus y restent abrités. Enfin, la digestion complète du blanc dégage aussi l'extrémité d'éclosion de la coque, pourvue d'une suture assez fragile, qui devra être forcée pour que l'éclosion réussisse, au moins chez les Sélaciens. La glande de l'éclosion dégénère vite après la prééclosion.

Les Chondrichthyens ovipares présentent évidemment le type primitif de reproduction et de développement de cette classe de Poissons. Ils sont tous marins, alors qu'un certain nombre de Sélaciens vivipares sont euryhalins, ou confinés en eau douce. Nous pouvons supposer qu'aucune espèce n'a jamais pondu en eau douce, et que les formes fossiles d'eau douce devaient être vivipares. La viviparité, comme l'adaptation à l'eau douce, ne serait donc pas une acquisition récente.

La grande majorité des familles de Sélaciens a donné lieu à des études biométriques, monographies d'espèces courantes, donnant certaines caractéristiques de base comme la relation poids-longueur, la taille des femelles et des mâles au moment de la première maturité sexuelle, la fécondité, etc. Il serait trop long, et sans doute prématuré, de vouloir résumer ces travaux, mais nous en tiendrons implicitement compte, y compris certains travaux en cours de publication (Capapé, 1988), présentés oralement (Stevens, 1986), ou de diffusion restreinte (Teixeira Lessa, 1982). Citons, parmi les plus anciennes et les plus complètes de ces monographies, celle de Babel (1963) sur la pastenague californienne *Urolophus halleri*, ensuite celles de McLaughlin & O'Gower (1971) sur le requin-porc *Heterodontus*

*portusjacksoni*, Jones & Geen (1977) sur l'aiguillat *Squalus acanthias*, Capapé & Quignard (1980) sur *Squalus blainvillei*, et parmi les plus récentes celles de Castro et al. (1988) sur la roussette W-atlantique *Scyliorhinus retifer*, Notarbartolo Di Sciara (1988) sur les diables de mer (*Mobula* spp.). Les travaux sur les milandres (*Galeorhinus* spp.) sont analysés par Capapé & Mellinger (1988), ceux portant sur les torpilles (*Torpedo* spp.) par Mellinger (1981). Compagno (1984) a rédigé une faune complète des squales (Sélaciens Pleurotrèmes), contenant des renseignements inédits sur les espèces les moins bien connues.

Peu d'espèces se prêtent à une étude biologique et physiologique complète. Les migrations, la ségrégation des classes d'âge et des sexes, l'étroite localisation des nurseries, nuisent à la connaissance du cycle biologique. La grande taille et l'activité natatoire intense empêchent tout élevage. La petite roussette E-atlantique et méditerranéenne, *Scyliorhinus canicula* (L.) (souvent mal nommée), ovipare, a servi de matériel endocrinologique à J. M. Dodd et ses collaborateurs de 1960 à 1981, en Grande-Bretagne, et à moi-même pour des études plus descriptives des stades postembryonnaires (Mellinger, 1964, 1965 b, 1966, 1973 b, 1983), tandis que M. J. Alluchon-Gérard (1982) s'intéressait à l'embryon et au nouveau-né, dans mon laboratoire. G. Collenot (1969 a et b) a réussi l'élevage des roussettes mâles en aquarium, de l'oeuf jusqu'à leur maturité (7 ans), ce qui est remarquable.

De 1965 à 1978, j'ai étudié la torpille marbrée (*Torpedo marmorata*) à la Station biologique d'Arcachon et en aquarium à Reims, en vue d'analyser les mécanismes de la gestation (Mellinger, 1965 a, 1969, 1971, 1972, 1973 a, 1974, 1976, 1981 ; Mellinger & Dubois, 1973).

Aux USA, les recherches expérimentales sur la reproduction et le développement utilisent surtout *Squalus acanthias*, abondant le long des côtes de l'Atlantique (Bullesbach et al., 1986 ; Callard et al., 1985 ; Pudney & Callard, 1984 a et b, 1986 ; Kormanik & Evans, 1986 ; Mak & Callard, 1987 ; Tsang & Callard, 1987 a et b). La petite raie, *Raja erinacea*, est une espèce ovipare utilisable (Richards et al., 1963 ; Price, 1967 ; Kobb et al., 1984, 1986 ; Bullesbach et al., 1987).

L'espèce vivipare la plus favorable pour des recherches ultérieures sur le déterminisme du cycle annuel de reproduction et sur le déterminisme de la gestation me semble être la torpille ocellée (*Torpedo torpedo* = *T. ocellata*), qui est particulièrement abondante dans le golfe de Tunis (Quignard, 1973 ; Quignard & Capapé, 1974). En effet, le cycle de la torpille marbrée s'est révélé bisannuel sinon trisannuel, et relativement peu synchronisé.

Avant d'examiner les principaux aspects de la reproduction et du développement des Chondrichthyens, je signalerai l'existence de trois mises au point déjà publiées sur ce même sujet : Wourms (1977, 1981), Dodd (1983). Je n'exposerai pas les problèmes qui concernent plus particulièrement l'endocrinologie de ces poissons ; seuls certains points seront évoqués.

## ACCOUPEMENT

Les ptérygopodes sont creusés d'une gouttière spermatique dorsale, refermée en un canal dans la région proximale. Lors d'une stimulation électrique, ou durant le coït, le segment distal s'ouvre et – du moins chez les pleurotrèmes étudiés – se déploie en un « plateau podial » (Mellinger, 1973 b), servant à l'ancrage dans le vagin. Le sperme est émis par l'ouverture distale (hypopyle) du canal, dans lequel il parvient par un orifice proximal (apopyle), celui-ci pouvant être rapproché de la papille uro-génitale grâce à la rotation du ptérygopode en position contralatérale (adduction), mais sans qu'on ait pu observer de coaptation précise ni le transfert du sperme, depuis la papille jusque dans le canal (voir cependant La Marca, 1964). L'intérieur du plateau podial présente des reliefs et structures variés, très spécifiques. Au milieu se trouve un tissu érectile, formant le rhipidion.

Chaque canal spermatique reçoit le débouché d'un sac siphonal, profonde invagination épidermique en direction de la ceinture pelvienne. Ces sacs sécrètent du mucus, dont le rôle serait celui d'un diluant et d'un lubrifiant (Heath, 1961). Chez les Hypotrèmes (Sélaciens plats), la face dorsale de chaque siphon se différencie en une glande siphonale, dont l'hypertrophie au moment de la maturité réduit la lumière du sac. Celle-ci reçoit la sécrétion, laiteuse, par une série de papilles.

A la série de travaux déjà signalés autrefois (Mellinger, 1973 b) s'ajoutent les observations suivantes sur le comportement sexuel et l'accouplement de divers Sélaciens : Coles (1916), sur la mante et un diable de mer ; Price (1967), sur la petite raie ; Johnson & Nelson (1978), sur deux requins Carcharhinidae ; Klimley (1980), sur le requin-nourrice (*Ginglymostoma cirratum*) ; Dral (1980) sur *Chiloscyllium griseum* ; Tricas (1980), sur deux Mobulidae (*Aetobatis narinari*, *Myliobatis californica*) ; Reed & Gilmore (1981), sur la pastenague *Dasyatis centroura*, enfin Castro et al. (1988) sur *Scyliorhinus retifer*. L'introduction d'un seul ptérygopode se confirme, ainsi que la diversité des postures d'accouplement selon les espèces. La reconnaissance des femelles par les mâles serait basée sur l'olfaction (Johnson & Nelson, 1978) ; Stevens (1974) a relevé la présence de morsures, sans doute dues aux préliminaires d'accouplement, sur les femelles mûres du requin bleu (*Prionace glauca*), les autres femelles étant négligées par les mâles.

## CARACTERES SEXUELS SECONDAIRES

Parmi les différences sexuelles, certaines résultent d'actions hormonales (stéroïdes gonadiques, hormone antimüllerienne), d'autres semblent anhormonales dans l'état actuel des connaissances (« caractères somato-sexuels »). La différenciation des ptérygopodes chez l'embryon semble anhormonale (Chieffi, 1959 ; Thiébold, 1964), mais leur brusque croissance au moment de la maturation sexuelle est probablement induite par des hormones testiculaires. Bien que le caryotype ait été décrit dans de nombreuses espèces, on n'a pas signalé la présence de chromosomes sexuels.

Aux stades postembryonnaires, les études biométriques décèlent de nombreuses différences somatiques entre les deux sexes, portant sur la taille (taille de première maturité, taille maximale), le poids (poids total, poids de la carcasse), poids du foie, poids du tube digestif, poids des différentes glandes endocrines et des lobes hypophysaires. On peut

admettre qu'il s'agit de caractères sexuels secondaires, dont l'apparition au moment de la maturation sexuelle est contrôlée par les hormones stéroïdes gonadiques, par analogie avec ce qu'on connaît chez d'autres Vertébrés, où des expériences ont pu être faites. L'analyse biométrique, basée sur l'utilisation de la loi d'allométrie, permet dans chaque cas d'établir une loi de croissance relative, montrant quel est le « sexe neutre », obéissant à la relation de base, et le sexe subissant la différenciation du caractère étudié, ce qui se traduit par une déviation à partir de la relation de base. Lorsque les anneaux de croissance vertébraux sont assez nets pour permettre de déterminer l'âge, on peut examiner ces différences du point de vue de la croissance absolue. Aucune étude, pour l'instant, n'a pleinement mis à profit ces possibilités.

Depuis la publication d'une première synthèse sur les caractères sexuels secondaires des Chondrichthyens (Mellinger, 1966), j'ai découvert chez la torpille marbrée un dimorphisme spectaculaire : le mâle ne dépasse pas 40 cm, alors que la femelle atteint 63 cm de longueur (Mellinger, 1971, 1981). La maturité sexuelle intervient exactement à 24 cm de longueur dans le golfe de Gascogne, et se traduit par une brusque augmentation du poids des testicules et des glandes siphonales, ainsi que de la longueur des ptérygopodes. De plus, le lobe ventral de l'hypophyse (gonadotrope) présente alors une brusque hypertrophie, lorsqu'on compare sa croissance relative à celle du lobe ventral des femelles. Le reste de l'hypophyse montre également des modifications structurales (Mellinger, 1969). Le dimorphisme sexuel du lobe ventral a été retrouvé par Dodd chez la chimère *Hydrolagus colliei* (Dodd et al., 1982).

La différence de taille et de poids, au bénéfice des femelles, est très générale chez les Chondrichthyens. Les mâles sont plus précoces, croissent parfois moins vite et meurent plus jeunes. On a signalé deux cas d'inversion de ce dimorphisme : chez la narcine *Discopyge tschudii* (Garcia, 1984) et le Scyliorhinidé *Schroederichthys bivius* (Menni, 1986), le mâle adulte est nettement plus gros que la femelle. Ceci pose un problème intéressant. La théorie des stratégies reproductives cherche à expliquer toute différence dans le cycle biologique, observable entre les sexes ou entre des espèces voisines, comme une adaptation à un écosystème particulier. Mais il faudrait également faire intervenir ici la théorie de la sélection sexuelle (Darwin), et connaître les particularités du comportement sexuel et de l'accouplement de ces deux espèces, afin d'expliquer l'inversion du dimorphisme. Une mise au point récente (Capapé 1985 c) décrit le dimorphisme sexuel des différentes espèces qu'il a étudiées en Tunisie.

L'inventaire des caractères sexuels secondaires cutanés, en particulier chez les raies (*Raja* spp.), n'a pas reçu toute l'attention désirable de la part des systématiciens. Il conviendrait par la suite, pour chaque espèce, d'établir la relation précise qui doit exister entre les comportements d'accouplement et la disposition des écailles placoïdes spéciales (épines alaires, épines malaires, denticules pelviens, etc), présentes chez la femelle, le mâle, ou dans les deux sexes.



## PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DES FEMELLES

### - Vitellogenèse

On savait que l'injection d'oestradiol à la femelle immature augmentait sa calcémie, comme chez d'autres Vertébrés. Craik (1978 a, b et c) a montré chez la roussette qu'il existe bien un précurseur des protéines vitellines, élaboré par le foie des femelles adultes et transporté dans le sang : c'est la vitellogénine, une phosphoprotéine calcique. Curieusement, l'ablation totale de l'hypophyse n'agit que sur son utilisation, et non pas sur sa biosynthèse.

On sait peu de choses sur la physiologie ovarienne et la mise en place du vitellus. Le stock d'ovocytes semble définitivement établi chez l'embryon, du fait que tous apparaissent en préméiose, avec des chromosomes plumeux. On peut signaler une étude ultrastructurale des premiers stades de l'ovogenèse (Lukina, 1987), et une autre portant sur la structure des follicules (Dodd & Dodd, 1980). Chez certaines espèces vivipares, la vitellogenèse reste bloquée durant toute la gestation (Torpedinidae ; certains Squalidae : *Centroscyrnus* spp., Yano & Tanaka, 1988). Dans la mesure où elles présentent un cycle annuel synchronisé (cas de *Torpedo torpedo*), on peut déterminer la chronologie précise de l'accroissement ovocytaire et en étudier les mécanismes. Chez *T. marmorata*, j'ai observé à l'automne la phase dite de « grand accroissement », et j'ai décrit l'hypertrophie caractéristique des cellules gonadotropes du lobe ventral de l'hypophyse qui l'accompagne et subsiste jusqu'au moment de l'ovulation, en plein hiver (Mellinger & Dubois, 1973 ; Mellinger, 1976, 1981).

Castro *et al.* (1988) ont pu observer chez la roussette *Scyliorhinus retifer* la présence dans l'unique ovaire d'une série d'ovocytes, groupés par paires, dont les diamètres sont échelonnés à peu près de 2 en 2 mm jusqu'au maximum de 18 mm qui correspond à l'ovulation. Compte tenu de l'intervalle moyen entre les doubles ovipositions d'une même femelle en aquarium (soit 14-16 jours), ils estiment la vitesse de croissance d'un ovocyte à 1 mm par semaine. S'il était possible de répéter ce type d'observations sur d'autres espèces ovipares, on aboutirait à une bien meilleure connaissance de la fécondité, actuellement très controversée (Capapé, 1985 b).

### - Ovulation

Personne n'a encore trouvé d'ovule en cours d'ovulation ou même en cours de transport dans la cavité abdominale. En tenant compte de l'intervalle de ponte de la roussette (Mellinger, 1983), qui est de 5 jours à un mois en captivité, avec une moyenne de 9 à 16 jours selon les femelles, j'espérais en voir dans l'abdomen, au cours des nombreuses dissections réalisées à Roscoff. Or le stade postovulatoire le plus précoce était celui, classique, d'un ovule logé dans chacune des glandes nidamenteuses, au-dessus d'une demi-coque.

On observe un « pore d'ovulation » très large, visible à l'oeil nu sur les gros ovocytes ovariens. L'étude histologique montre qu'il s'agit d'une plage circulaire d'épithélium péritonéal, accolée au follicule. Chez la roussette, la torpille marbrée, et probablement chez tous les Chondrichthyens, les ovocytes pondus sont d'une extrême fragilité, ce qui empêche jusqu'à présent leur étude cytologique (impossibilité de les fixer, sauf *in*

situ dans le tractus génital), autant que l'abondance du vitellus (coupes histologiques impossibles). Ceci est dû à la minceur de la membrane vitelline. Dans ces conditions, quelles sont les modalités permettant leur passage par le pore, leur transport vers le pavillon des trompes, et leur entrée dans les oviductes, sans rupture ?

Chez la roussette, l'unique ovaire libère ses ovules du côté ventral, dans un espace dégagé entre les viscères, espace prolongé entre les deux lobes du foie vers l'avant par une gouttière. Ce dispositif me semble destiné à canaliser les ovules vers l'unique pavillon, situé sur le septum transverse, sous l'oesophage. Metten (1939) l'avait déjà remarqué, mais pensait que d'autres itinéraires étaient possibles. Il n'a pas observé l'ovulation, mais il a procédé à des simulations du transport ovulaire en utilisant des ovocytes extraits de l'ovaire (sans doute encore entourés de leur follicule). Le transport serait dû à une ciliature des organes abdominaux. Tout cela mériterait de nouvelles études microscopiques et expérimentales.

Pour évaluer les pertes éventuelles, occasionnées par l'ovulation et ses suites chez les espèces vivipares, on peut compter les follicules post-ovulatoires, longuement persistants, et dénombrer parallèlement les oeufs ou les embryons logés dans l'utérus gravide (Mellinger, 1971). Chez la torpille marbrée, sur 28 femelles gravides, 24 avaient autant d'oeufs en développement que de follicules vides, et les 4 femelles restantes ont probablement perdu 1 ou 2 oeufs par le cloaque. Il n'y avait aucune perte liée à l'ovulation elle-même.

Ce décompte diffère de la méthode adoptée par Capapé (1985 b), où la « fécondité ovarienne » (comparée à la « fécondité utérine ») représente le nombre d'ovocytes « majeurs », c'est-à-dire ceux qui d'après leur diamètre paraissent destinés à une prochaine ovulation. Tous ne seront pas libérés, quelques-uns étant résorbés sur place. En effet, l'ovaire des Chondrichthyens contient habituellement des follicules atrétiques, de coloration jaune vif ou brune. Les cellules folliculeuses phagocytent l'ovocyte, puis le follicule lui-même se résorbe. L'atrésie peut survenir à tous les stades de la vitellogenèse, et constitue probablement un moyen de régulation de fécondité.

En règle générale, les Chondrichthyens ovipares ont une double ovulation, suivie d'une double oviposition, et ceci indépendamment de la présence d'un seul ou de deux ovaires, plus ou moins dissymétriques. Comment les deux ovules sont-ils recrutés parmi les nombreux ovocytes majeurs ? On l'ignore. En tout cas, Dodd (1983) et Castro *et al.* (1988), chez les roussettes *Scyliorhinus canicula* et *S. retifer*, ont observé clairement l'émergence périodique de couples d'ovocytes plus gros, destinés à l'ovulation.

Mais il existe au moins deux exceptions à cette règle de la double ovulation. La raie géante du Pacifique (côtes de l'Orégon), *Raja binoculata*, produit deux coques contenant chacune 1 à 7 ovules ou embryons, le plus souvent 3 ou 4 (Hitz, 1964). Quant au petit requin corallien *Chiloscyllium griseum*, il pond ses oeufs par quatre, uniovulés (Dral, 1980).

Chez les vivipares, la taille de la portée est directement déterminée par le nombre d'ovocytes majeurs, mais il existe un certain déchet, provoqué surtout par l'atrésie (Capapé, 1985 b).

Les variations des concentrations plasmatiques des principaux stéroïdes sécrétés par l'ovaire (oestradiol, testostérone, progestérone), au cours du cycle d'ovulation et d'oviposition de la petite raie, ont été suivies par Kobb *et al.* (1986). Les taux d'oestradiol et de testostérone reflètent les progrès de la vitellogenèse, tandis que la progestérone est sécrétée en quantité nettement supérieure au moment présumé de l'ovulation. On peut donc conclure à l'existence probable d'une succession de pics sécrétoires comparable à celle du cycle oestral des Mammifères : oestradiol -> LH -> progestérone. La sécrétion des coques par les glandes nidamentaires correspond, notons-le, à de faibles taux de ces hormones.

Dodd & Duggan (1982) ont signalé que le stress dû au chalutage des roussettes provoque l'ovulation.

#### - Glandes nidamentaires

L'élaboration de l'enveloppe de l'oeuf (coque + blanc) n'est pas strictement liée à l'ovulation, comme le montre la présence assez fréquente (raies, roussettes), à la dissection, d'une paire de coques sans ovule, ou d'une coque « vide » dans un oviducte, l'autre étant pleine. Dans ce cas, on peut vérifier l'absence d'ovules ou de restes d'ovules dans la cavité abdominale. Les coques sans ovule, également obtenues par oviposition, correspondent donc à un défaut d'ovulation.

Chez la roussette en captivité (Mellinger, 1983), la pesée des oeufs pondus successivement par chaque femelle a révélé l'existence d'une décroissance régulière de la quantité de blanc et du poids de la coque, sur plusieurs mois, sans variation du volume ovulaire.

La présence de l'ovule dans la glande nidamentaire en pleine activité n'est cependant pas sans influence sur la masse de l'enveloppe. Les coques « vides » sont souvent plus petites. Inversement, on rencontre des coques à deux ovules, nettement plus longues (Foulley & Mellinger, 1980). On remarque d'ailleurs, dans une même population de roussettes, que la longueur des coques varie beaucoup plus que leur largeur : la première est réglée par le déroulement du programme sécrétoire, la seconde est strictement liée au diamètre transversal de la glande.

La notion de programme est une évidence, si l'on tient compte du mode de sécrétion des coques : la glande produit d'abord les vrilles (roussettes) ou les cornes (raies) situées à l'extrémité caudale, puis la coque elle-même en lui conférant des formes bien précises, et finit par les vrilles ou cornes situées de part et d'autre de l'extrémité d'éclosion. Ces opérations successives mettent en oeuvre des parties différentes de la glande, qui interviennent d'une manière parfaitement modulée en fonction d'un programme hautement spécifique, si l'on observe le produit final à la fois dans ses formes et dans ses détails structuraux.

La partie antérieure de la glande sécrète le blanc. Bien que sa structuration soit moins spectaculaire, elle n'en existe pas moins : chambre centrale pour loger l'ovule, scellés obturant les ouïes, etc. Il est clair qu'un programme unique doit exister pour coordonner la sécrétion de la coque avec celle du blanc. On ignore tout des mécanismes assurant cette programmation. Il s'agit probablement d'un système nerveux local, ou de régulations paracrines, ou des deux en même temps. Jusqu'ici, on n'a prêté

attention qu'aux structures glandulaires (Wourms & Sheldon, 1972 ; Rusaouen, 1976, 1978 ; Wray & Wourms, 1978).

Chez les Sélaciens vivipares, les glandes existent et sécrètent presque toujours une enveloppe plus ou moins simplifiée, uni - ou pluriovulaire, qui disparaît plus ou moins tôt pendant la gestation. Lorsqu'un placenta se forme, la coque persiste et forme une couche très fine, coincée entre la VVE et l'endomètre. Cette pellicule manquerait chez le requin bleu (Otake & Mizue, 1985).

Cependant, la sécrétion correspondant à la coque disparaît complètement chez les Torpedinidae et chez deux *Centroscyrnus* (Squalidae) (Yano & Tanaka, 1987). Mais les glandes persistent, et sécrètent une masse muqueuse protégeant mécaniquement les oeufs utérins, au début de la gestation.

Il est très possible que les glandes nidamentaires des Chondrichthyens soient les glandes les plus compliquées que l'on connaisse. Mais elles ont encore d'autres fonctions. C'est à leur niveau uniquement que l'on trouve des spermatozoïdes, chez la petite roussette comme dans bien d'autres espèces, sauf bien entendu en période d'accouplement (cf. Richards *et al.*, 1963). En aquarium, en l'absence de mâles, les raies et les roussettes femelles peuvent pondre des oeufs fécondés durant des mois, et même plus de 2 ans chez les roussettes (843 jours chez *Scyliorhinus retifer* : Castro *et al.*, 1988). L'attraction des spermatozoïdes par les sécrétions de la glande, leur nutrition, les moyens permettant leur maintien dans la glande malgré le passage de nombreux ovules et l'activité sécrétoire intense qui y règne, constituent des sujets inexplorés. Le problème de leur redistribution entre les deux oviductes, à la suite d'une insémination unilatérale, a déjà été posé précédemment (Mellinger, 1973 b).

#### - Oviposition

Le comportement d'oviposition a été observé en aquarium par Dral (1981), pour *Chiloscyllium*, et chez *Scyliorhinus* spp. par différents auteurs (cf. Castro *et al.*, 1988). Ces petits requins de fond accrochent leurs oeufs à des supports bien choisis, en aquarium comme en mer, de telle sorte que les pontes sont concentrées à certains endroits. Après avoir réussi à accrocher l'extrémité des vrilles caudales au support, la femelle tourne autour pour les ficeler solidement, puis elle tire pour extraire la coque du vagin, enfin elle reprend sa nage circulaire pour ficeler les vrilles antérieures (cette dernière opération n'existe pas pour les *Chiloscyllium*, dont la coque porte une touffe de fins filaments adhésifs).

Les *Scyliorhinus* pondent leur 2<sup>e</sup> oeuf dans un délai de quelques minutes à 2-3 jours. *Chiloscyllium griseum* pond des groupes de 4 oeufs, dans un délai de 20 minutes à 2 jours.

Le comportement d'oviposition est très différent chez *Heterodontus*, qui « visse » ses oeufs dans des fissures rocheuses. En effet, la coque est ici de forme hélicoïdale (McLaughlin & O'Gower, 1971).

#### - Modifications gravidiques

Les travaux de Ranzi (1932, 1934, 1936 a et b, 1937), résumés dans plusieurs traités, constituent encore une référence très utile, dans la mesure où cet auteur a établi des bilans chimiques du développement pour

toute une série d'espèces de Sélaciens, ovipares (petite roussette) et vivipares (aplacentaires et placentaires). Ceci l'a conduit à une synthèse remarquable, où il tentait de dégager une loi simple : dans les espèces maternotrophes, la vitesse de croissance des embryons est proportionnée à la valeur nutritive des sécrétions utérines et à la réduction pondérale du foie des femelles gravides.

Malheureusement, l'analyse statistique des données biologiques était inexistante à cette époque. Parmi les résultats de Ranzi concernant le foie, peu sont significatifs, en dehors du cas tout à fait évident présenté par la pastenague pélagique (ou semi-pélagique) *Dasyatis violacea*. Le cas des Dasyatidae est très particulier, dans la mesure où les femelles produisent un « lait utérin » très nourrissant, permettant une gestation brève (moins de 2 mois chez *D. violacea*, 4 mois chez *D. marmorata*, *D. pastinaca*, *D. tortonesei*, 6 mois chez *D. centroura* : Capapé, 1985 b, 1986, 1988). De plus, l'ovocyte majeur a un diamètre réduit.

#### - Modifications gravidiques somatiques

Chez la torpille marbrée, les poids corporels des femelles gravides ne dévient pas de la relation poids-longueur spécifique (Mellinger, 1971). Le mécanisme de compensation du poids et du volume du contenu utérin des torpilles a été élucidé : baisse du poids du foie, du tube digestif et de la carcasse (Mellinger, 1973 a; Quignard, 1973). Chez la torpille ocellée, le grand nombre de données recueillies au cours du cycle annuel de cette espèce permet de montrer la rapidité de la restauration du poids de la carcasse et du foie après la parturition (Quignard, 1973).

J'ai proposé (Mellinger, 1973 a, 1981) de tenir compte, non seulement de la possibilité (non démontrée) d'une mobilisation des réserves huileuses du foie en vue de la nutrition des embryons (maternotrophie très douteuse chez les torpilles), mais de la nécessité d'une régulation de la flottabilité par les réserves du foie et de la carcasse chez certains Sélaciens, et de la nécessité pour les femelles de faire de la place, dans leur cavité abdominale, aux volumineux utérus gravides. Ceci est particulièrement important pour les torpilles, prédateurs piscivores incapables de se nourrir sans utiliser leurs organes électriques, ce qui correspond à un comportement bien particulier, où la flottabilité peut jouer un rôle. Les torpilles gravides continuent à se nourrir.

Récemment, Rossouw (1987) a poussé plus loin l'analyse fonctionnelle des lipides hépatiques, chez la guitare de mer *Rhinobatos annulatus*, montrant l'importance de la consommation liée aux migrations saisonnières, tandis que la vitellogenèse joue un rôle secondaire dans leur mobilisation. Il faut souligner que dans cette espèce, comme chez la plupart des Sélaciens vivipares, la vitellogenèse se déroule parallèlement à la gestation, l'ovulation étant *postpartum*, ce qui empêche de distinguer la véritable destination des réserves. Les torpilles, dont la vitellogenèse est bloquée, constituent un matériel beaucoup plus favorable.

Il n'y a pas de modifications gravidiques au niveau de la glande thyroïde, de la glande interrénale et de l'hypophyse de la torpille marbrée, contrairement aux descriptions de Ranzi et de ses collaborateurs ou élèves. Le seul changement noté dans l'hypophyse consiste en une régression des cellules gonadotropes du lobe ventral, dont nous allons voir quelle est la signification probable.

- Modifications gravidiques génitales

Le blocage complet de la vitellogenèse chez les torpilles gravides a été illustré par Chieffi (1961). Cet auteur, utilisant 89 torpilles marbrées et seulement 20 torpilles ocellées, femelles, capturées en toutes saisons, les a réparties en 5 classes : intergravidiques (IG), prégravidiques (PG, à gros ovocytes), gravides débutantes (GD), intermédiaires (GI) et à terme (GT). La hauteur des plis utérins des torpilles marbrées, mesurée sur des coupes histologiques, augmente régulièrement d'une classe à l'autre : 0,5 mm chez les IG, 1,5 mm chez les PG, 2,0 mm, 2,5 mm et 3,1 mm respectivement chez les gravides. Des mesures identiques, réalisées sur les exemplaires de torpille ocellée, n'ont évidemment aucun sens, puisque l'utérus dans cette espèce forme des villosités et non pas des plis.

Chieffi considère comme des « corps jaunes » les follicules atrétiques à un stade particulier de leur évolution (stade III) : le vitellus y est complètement résorbé, la polarité des cellules s'inverse (en direction de la thèque, qui serait bien vascularisée), et surtout ce stade est le seul qui présente une réaction positive avec la méthode de Schulz, spécifique du cholestérol et de ses esters. Ayant dénombré les divers follicules ovariens, il trouve que ces « corps jaunes » prédominent sur les autres stades chez les femelles GI, exclusivement.

Par la suite, Uva & Tagliafierro (1968) ont donné une description histochimique des divers segments du tractus génital femelle : trompes, glandes nidamentaires, isthmes, utérus, vagins. Tagliafierro (1969) a complété ces données en ce qui concerne les glandes. Ces auteurs donnent une autre classification des femelles.

Reprenant cette étude chez la torpille marbrée, en utilisant une approche à la fois biométrique, histologique et histochimique, j'ai constaté (Mellinger, 1974) que la classification des femelles adoptée par Chieffi était erronée, et que l'augmentation de la hauteur des plis utérins était peu sensible, sauf dans les utérus des immatures (femelles « infantiles », puis « adolescentes » : plis dorsaux de 1,7 à 2,5 mm). Le poids du tractus génital (vide) croît durant toute la vie du poisson ; représentée en fonction du poids corporel, sa croissance relative est stimulée au moment de la première maturation (phénomène bien étudié par Capapé, 1979, par le biais de la croissance en longueur du vagin). Un excédent supplémentaire de son poids est perceptible chez les gravides, mais cela n'a pas été étudié plus en détail.

En ce qui concerne le nombre et le stade de régression des follicules atrétiques, il n'y a pas de différences entre les classes de femelles. Les résultats biométriques de Chieffi (1961) sont donc réfutés. Par contre, les caractéristiques histochimiques particulières des corps atrétiques du stade III sont à prendre en considération, car elles correspondent à la présence d'une activité stéroïdogène indubitable, conduisant à la biosynthèse de progestérone, parmi d'autres stéroïdes plus ubiquistes (Lupo et al., 1965 ; Lupo, 1968).

L'activité sécrétoire des divers segments du tractus génital diminue pendant la gestation, et seuls les utérus subissent une transformation particulière (Uva & Tagliafierro, 1968 ; Tagliafierro, 1969 ; Mellinger, 1981). Les glandes de surface de l'endomètre, à cellules hautes, chargées de mucosubstances, se déploient en une sorte de dentelle utérine formée de

glandes alvéolaires, à cellules cubiques, dont l'ultrastructure correspond à celle d'un épithélium transporteur d'eau et de solutés, mais une activité apocrine se développe également (Mellinger, 1981). L'utérus gravide de l'aiguillat (*Squalus acanthias*) (Jollie & Jollie, 1967 b) et du requin bleu (*Prionace glauca*) (Otake & Mizue, 1986) présente un aspect semblable.

Le blocage de la vitellogenèse, la régression des cellules gonadotropes, la diminution de l'activité sécrétoire dans l'appareil génital (sauf les utérus, où elle change), l'absence d'hypertrophie des glandes endocrines, indiquent que la gestation de la torpille marbrée ne correspond nullement à une phase d'inondation hormonale, comme on le croyait. L'ablation de la thyroïde, la castration, et l'ablation de divers lobes hypophysaires, n'entraînent pas d'avortement ; toutefois, l'ablation de la partie supérieure de l'hypophyse, incluant le lobe médian (somatotrope ?), fait avorter les femelles. Mais il s'agit là d'expériences préliminaires (Mellinger, 1972, 1974, 1976). Le rôle des follicules atrétiques de classe III et de leur progestérone reste à démontrer. D'autres sources de progestérone sont possibles, et des facteurs encore inconnus peuvent intervenir dans la gestation des Vertébrés non mammaliens.

Le maintien de la gestation dépend essentiellement de la contraction tonique du vagin, et du dispositif d'étanchéité situé à l'avant des utérus. C'est ce qui permet de disséquer et de peser à l'état frais les deux utérus d'une torpille, sans perdre leur contenu. Les commandes physiologiques assurant la mise en place de ses fermetures étanches restent inconnues. Seul l'aiguillat (*Squalus acanthias*) laisse entrer de l'eau de mer dans ses cavités utérines, au cours de la deuxième année de gestation (Kormanik & Evans, 1986 ; Kormanik, 1988).

C'est précisément sur cette espèce que Tsang & Callard (1987 a et b) ont réexaminé le rôle des « corps jaunes » *postovulatoires*, en analysant les stéroïdes sexuels. Comme chez la raie, les taux de testostérone et d'oestradiol augmentent avec la masse des ovocytes en vitellogenèse, qui concorde ici avec la longue gestation (2 ans). Au contraire, le taux plasmatique de progestérone, élevé en début de gestation, décroît par la suite. Ses variations reflètent sans doute une activité endocrine transitoire des follicules *postovulatoires*, qui pourraient représenter un type primitif de corps jaunes, bien qu'ils subissent une lente dégénérescence durant toute la durée de la gestation (stades A-D). En effet, incubés *in vitro*, ils sont capables de synthétiser de la progestérone. Cette sécrétion culmine au stade B ; mais le stade C est le seul qui réponde à une stimulation exercée par des fragments de lobe ventral hypophysaire. C'est là une démonstration importante, mais incomplète, du rôle éventuel de vrais « corps jaunes » dans la modification gravidique des utérus des Sélaciens.

En règle générale, la vitellogenèse se déroule parallèlement à la gestation chez les Sélaciens vivipares, placentaires ou aplacentaires. On peut donc considérer comme une modification gravidique particulière le blocage de la vitellogenèse observé chez tous les Torpedinidae étudiés jusqu'ici, et chez *Centroscyrnus* (*C. owstoni*, *C. coelolepis*) (Yano & Tanaka, 1988). Chez *Etmopterus lucifer*, petit Squalidé bathypélagique dans l'Atlantique Nord, Hickling (1963) avait signalé le même phénomène ; Capapé & Mellinger (en préparation), sur une population qui semble être plutôt semi-démersale sur les fonds méditerranéens au nord de la Tunisie, trouvent au contraire que la vitellogenèse est parallèle à la gestation.

Un nouveau type de cycle ovarien, où la vitellogénèse ne reprend qu'en cours de gestation après une période de blocage, et continue longtemps après la parturition, vient d'être observé chez l'ange de mer *Squatina squatina* (Capapé, Quignard & Mellinger, en préparation). *Squatina oculata* présente sans doute le même phénomène.

- *Nutrition maternotrophe*

Wourms (1981) a opposé les embryons « matrotrophes » aux embryons lécithotrophes, mais « maternotrophe » me paraît plus compréhensible en français.

Tout embryon absorbe de l'eau et des ions minéraux au cours du développement. Il les extrait de son vitellus et du milieu ambiant, qu'il s'agisse d'eau de mer ou d'un liquide utérin. Le liquide utérin de la torpille marbrée a la composition d'un ultrafiltrat plasmatique, en ce qui concerne les ions  $Cl^-$ ,  $Na^+$ ,  $K^+$ , et l'urée. Mais le développement reste sans doute lécithotrophe, car son bilan chimique (Ranzi, 1932) constate la consommation d'au moins 20 % des matières organiques, comme chez les ovipares. Le poids des nouveau-nés est approximativement double de celui de l'ovule chez un lécithotrophe. Chez des maternotrophes comme les Dasyatidae et les émissoles (*Mustelus* spp.), on obtient un nouveau-né de 50-200 g à partir d'un ovule de 2-6 g. Mais il convient de rappeler que cette maternotrophie est souvent tardive au cours du développement, de même que la formation du placenta, lorsqu'il existe (Teshima, 1979).

Nous disposons actuellement, grâce aux nombreuses monographies publiées, de nouvelles pesées de nouveau-nés et parfois d'ovocytes mûrs ou ovulés, mais aucun auteur n'a refait des analyses chimiques immédiates sur les espèces vivipares. Pour la roussette, ovipare, la précision du bilan a été améliorée (Mellinger et al., 1986 ; Mellinger & Wrisez, 1988). Je mentionnerai simplement ici quelques travaux récents sur les dispositifs utérins, ovariens et embryonnaires permettant l'alimentation des embryons en substances organiques. Pour que la maternotrophie se réalise, il est nécessaire d'une part qu'il existe du côté maternel une ou plusieurs sources de matières organiques digestibles ou de nutriments directement absorbables par l'embryon, et d'autre part que cet embryon dispose d'un tube digestif fonctionnel ou de structures absorbantes extra-intestinales : filaments branchiaux externes, appendices du cordon ombilical, placenta vitellin, ou zone extraplacentaire de la vésicule vitelline externe. Pour ce qui concerne les structures placentaires et les autres structures absorbantes, voir les travaux de Hamlett (1987), Hamlett et al. (1985 a).

L'endomètre des Mobulidae et des Rhinobatidae présente des villosités (*trophonemata*), produisant le « lait utérin ». Une étude ultrastructurale de leur épithélium a été réalisée chez *Rhinoptera bonasus* (Hamlett et al., 1985 b). La sécrétion n'est pas lipidique, mais protéique. D'après les courbes de croissance connues chez les Dasyatidae, il est évident que ce type de maternotrophie est de loin le plus efficace (voir par exemple Mellinger, 1971).

L'oophagie, présente chez certains squales (Gilmore, 1983 ; Gilmore et al., 1983), est souvent combinée avec l'adelphophagie : l'embryon dominant consomme à la fois des ovocytes (superovulations) et ses compagnons.



Les Sélaciens vivipares ont donc utilisé, au cours de leur évolution, toutes les formes possibles de viviparité, y compris la placentation précoce liée à une réduction du vitellus (chez *Scoliodon* : cf. Teshima, 1979).

#### - Parturition

Des hormones polypeptidiques du type relaxine (famille de l'insuline) ont été isolées à la fois de l'ovaire d'espèces vivipares, le requin *Odonaspis taurus* (Gowan et al., 1981), l'aiguillat (Bullesbach et al., 1986), et d'une espèce ovipare, la petite raie (Bullesbach et al., 1987). Chez l'aiguillat (*Squalus acanthias*), relaxine et insuline dilatent le vagin (appelé aussi « col de l'utérus ») des femelles gravides, provoquant des avortements. On ignore si elles agissent au cours de la parturition.

Comme l'éclosion, la parturition n'est pas déterminée par la fin de la résorption de la vésicule vitelline externe (VVE), ou de la vésicule vitelline interne (VVI) qui stocke le reste du vitellus dans l'abdomen avant qu'il ne passe dans l'intestin spirale. Chez la torpille marbrée du golfe de Gascogne, les naissances s'échelonnent de novembre à juin, alors que la taille définitive des embryons est atteinte en novembre-décembre (Mellinger, 1981). Bien après la résorption de la VVE, il semble donc qu'il existe chez certaines femelles une rétention embryonnaire. La température de l'eau joue sans doute un rôle dans ce retard, qui n'a pas été observé en Méditerranée (Chieffi, 1961 ; Capapé, 1979).

La forme spéciale de certains Sélaciens pose un problème pour la parturition (Gudger, 1951). Les expansions céphaliques des requins-marteaux sont pliées, les épines des aiguillats et autres Squalidae sont encapuchonnées, les dents des requins-scies sont gainées ou couchées vers l'arrière, et les embryons des Mobulidae sont enroulés (avec une présentation caudale). Le comportement de parturition spectaculaire de certains Mobulidae est bien connu : la femelle éjecte son unique jeune au cours d'un saut.

#### PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DES MALES

La surface des testicules des roussettes présente une crête germinale saillante, bien visible à l'oeil nu, où l'on trouve un stock permanent de cellules germinales primordiales chez l'adulte. Dans les espèces à testicules lobés, chaque lobe porte une papille germinale distincte (torpilles). A partir de là, les stades de la spermatogenèse se succèdent d'une manière ordonnée, en zones successives, jusque sur l'autre face des testicules, où a lieu la spermiation. Au départ, chaque spermatogonie se trouve enveloppée par une cellule de Sertoli, de telle sorte qu'on obtient à la fin de la spermiogenèse des groupes isogènes de 64 spermatozoïdes (avec parfois quelques pertes). Ces unités fonctionnelles de base sont regroupées dans des vésicules, les ampoules (ou cystes) spermatiques. Dans chaque ampoule, on observe un synchronisme parfait de la spermatogenèse, et de la différenciation des cellules de Sertoli, ce qui permet de décrire une série de stades bien distincts (Mellinger, 1965 b ; Stanley, 1966 ; Holstein, 1969). Chez *Squalus acanthias*, Holstein (1969) distingue 9 zones, compte 13 générations goniales, 424 groupes isogènes par ampoule. Chez les roussettes immatures, le développement des ampoules spermatiques est interrompu à un certain stade, avant la méiose (Mellinger, 1965 b ; Collenot, 1969).

Je ne décrirai pas ici la spermiogenèse et la structure des spermatozoïdes de Chondrichthyens (Boisson *et al.*, 1968 ; Stanley, 1971, 1983 ; Chen *et al.*, 1973 ; Tanaka *et al.*, 1978).

Des canalicules collecteurs extraordinairement ramifiés croissent à contre-courant dans cette masse d'ampoules, pour aller s'accoler aux plus jeunes. Chaque ampoule porte alors un canalicule sur sa membrane basale. A la fin de la spermatogenèse, l'extrémité du canalicule entre en communication avec la lumière centrale de l'ampoule, et la spermiation a lieu. Elle consiste en une déhiscence simultanée des faisceaux spermatiques et de la plus grande partie du cytoplasme des cellules de Sertoli, contenant des sécrétions caractéristiques : un « corps problématique », protéique (Mellinger, 1965 b ; Collenot & Damas, 1975), et l'abondante sécrétion accumulée dans le réticulum endoplasmique (Collenot & Damas, 1980). L'ensemble est chassé dans le canalicule par le liquide luminal. La partie basale du cytoplasme sertolien, chargée de lysosomes (Collenot & Damas, 1975), reste en place avec le noyau (Mellinger, 1965 b ; Collenot & Damas, 1980). Celui-ci présente une curieuse lobation, en direction de la basale. Cela constitue peut-être une forme d'ancrage, car le noyau se retrouve pendu dans la lumière ampullaire au moment de la spermiation (Mellinger, 1965 b). Le nucléole présente une structure extraordinaire au moment de la sécrétion du corps problématique, surtout chez la roussette (Moyné & Collenot, 1982).

On retrouve dans le sperme, au moins dans la première partie des voies génitales mâles, non seulement les spermatozoïdes, mais les corps problématiques et des sphères de cytoplasme sertolien (« cytoplastes » de Pudney & Callard, 1986). La maturation extratesticulaire des spermatozoïdes ne semble pas modifier leur ultrastructure (Jones *et al.*, 1984) ; elle permet l'acquisition de la mobilité, mais le stockage dans le conduit épидидymaire (« canal déférent » selon les auteurs classiques) aboutit généralement à la formation d'amas sphériques où les spermatozoïdes sont immobilisés par une sécrétion provenant sans doute de la glande de Leydig (Jones & Jones, 1982 ; Jones *et al.*, 1984). Ces amas, en persistant jusqu'à l'insémination, formeraient des spermatophores chez *Cetorhinus* et *Prionace*. De plus, l'épithélium du conduit épидидymaire résorbe une grande partie de l'eau et du sodium, cet ion étant initialement très abondant (Jones *et al.*, 1984).

La présence d'un tissu interstitiel (cellules de Leydig) dans les testicules des Holocéphales (Vu Tan Tue, 1972) et des Sélaciens (Della Corte *et al.*, 1961 ; Collenot, 1969 ; Pudney & Callard, 1984 b) est incontestable, même s'il semble manquer chez l'adulte dans certaines espèces (Holstein, 1969). Les immatures forment des cellules stéroïdogènes à partir des couches fibroblastiques entourant les ampoules qui dégénèrent, suite à une spermatogenèse abortive (Collenot, 1969).

Mais la présence de stéroïdes dans le sperme, la localisation histo-chimique d'une forte activité 3 $\beta$ -hydroxystéroïde déshydrogénase dans les ampoules (Collenot & Ozon, 1964 ; Simpson & Wardle, 1967), le développement remarquable du réticulum endoplasmique lisse des cellules de Sertoli au début de la spermiogenèse (Collenot & Damas, 1980 ; Pudney & Callard, 1984 a), suggèrent que la principale source de stéroïdes testiculaires des adultes n'est pas dans le tissu interstitiel (Callard *et al.*, 1985 ; Mak & Callard, 1987). Mais ces stéroïdes passent-ils dans le sang ou ont-ils seulement une fonction paracrine de contrôle local de la spermatogenèse ?

L'isolement des ampoules *in vitro*, la séparation de fractions correspondant à un seul stade de la spermatogenèse, et leur mise en culture (Sourdaine & Jegou, 1987), en vue d'une expérimentation portant sur ce point, permettront peut-être de progresser dans la connaissance de la physiologie du testicule, sinon du mâle de roussette.

Chez ce dernier, à l'état adulte, l'ablation du lobe ventral de l'hypophyse fait apparaître une zone de dégénérescence parmi les ampoules, correspondant à un stade hormono-dépendant dans la spermatogenèse (Dobson & Dodd, 1977 a). Chez 4 mâles opérés, soumis à des injections d'extraits de lobes ventraux tous les 3 jours, la zone ne s'était pas formée ; mais toutes les autres tentatives de thérapeutiques substitutives (injections d'HCG, PMSG, androgènes) ont échoué. On ignore donc si l'hormone gonadotrope (du type LH, sans doute) agit directement ou, ce qui est plus probable, en stimulant des cellules stéroïdogènes (interstitielles ?). L'ablation du reste de l'hypophyse, ou d'autres lobes isolés, n'a pas cet effet. Le stade sensible concerne principalement la dernière mitose goniale, qui donne également lieu à l'apparition naturelle d'une zone de dégénérescence, observée chez divers squales (Mellinger, 1965 b ; Simpson & Wardle, 1967 ; Jones & Jones, 1982). La ventralectomie n'est efficace qu'au-dessus de 13-14°C, à des températures d'élevage estivales pour la zone considérée, la mer d'Irlande (13-18°C) (Dobson & Dodd, 1977 b). Il est évident, d'après ces expériences et ces diverses observations, que la plupart des stades de la spermatogenèse n'exigent pas l'intervention de l'hormone gonadotrope.

#### CYCLICITÉ ET FACTEURS D'ENVIRONNEMENT

La cyclicité du fonctionnement des glandes endocrines, des gonades du tractus génital peut être due à des causes internes ou à des variations de facteurs d'environnement : photopériode, température, etc. La synchronisation des cycles de reproduction avec le cycle des saisons, quel qu'en soit le mécanisme physiologique, d'ailleurs complètement inconnu, a été observée dans beaucoup d'espèces vivipares de Sélaciens.

##### - Espèces vivipares

La vitesse de croissance des embryons *in utero* permet généralement le respect d'une cyclicité annuelle. Mais le cycle peut être plus court ou plus long. Ainsi, les Dasyatidae pourraient produire plusieurs portées par an (Capapé, 1985 b, 1986, 1988), mais le font-ils réellement ? Inversement, l'aiguillat (*Squalus acanthias*) exige deux années pleines pour sa gestation (cf. Mellinger, 1971). Des espèces assez proches comme la torpille marbrée et la torpille ocellée, toutes deux soumises au blocage complet de la vitellogenèse durant la gestation, peuvent avoir des cycles différents (respectivement 2-3 ans et 1 an).

Lorsque l'ovulation, puis les différentes phases de la gestation, ne sont pas synchrones chez les femelles d'une même population spécifique, l'existence même d'un cycle annuel ou pluriannuel peut être douteuse, comme par exemple chez *Centroscyrmus* spp. (Yano & Tanaka, 1988). Chez ces Squalidae bathypélagiques, l'étendue des diverses zones testiculaires ne varie pas non plus selon la saison.

Des cycles annuels testiculaires et spermatiques ont été décrits chez *Mustelus manazo*, *M. griseus* et *Squalus acanthias* (Simpson & Wardle, 1967 ; cf. Yano & Tanaka, 1988). Les ampoules des conduits épидидymaires, lieu de stockage ultime des spermatozoïdes, sont pleines lorsque l'index gonosomatique est minimal. La formation annuelle d'une zone de dégénérescence testiculaire chez l'adulte n'interrompt pas la spermatogenèse en aval (Mellinger, 1965 b ; Simpson & Wardle, 1967), et ne fait qu'interrompre la spermiation, brièvement, lorsqu'elle atteint la face correspondante des testicules (Simpson & Wardle, 1967). Il est clair que la structure ampulnaire des testicules des Chondrichthyens aboutit à une spermiation fractionnée, plus ou moins continue, ampoule par ampoule. Toute étude du cycle des mâles doit prendre ces données fondamentales en considération.

Les observations de Babel (1963) sur *Urolophus halleri*, un Dasyatidae côtier, montrent qu'il peut exister un décalage assez surprenant entre l'époque de production maximale du sperme et celle des ovulations, ainsi qu'une dissociation des ovulations sur deux saisons distinctes (Fig. 1).

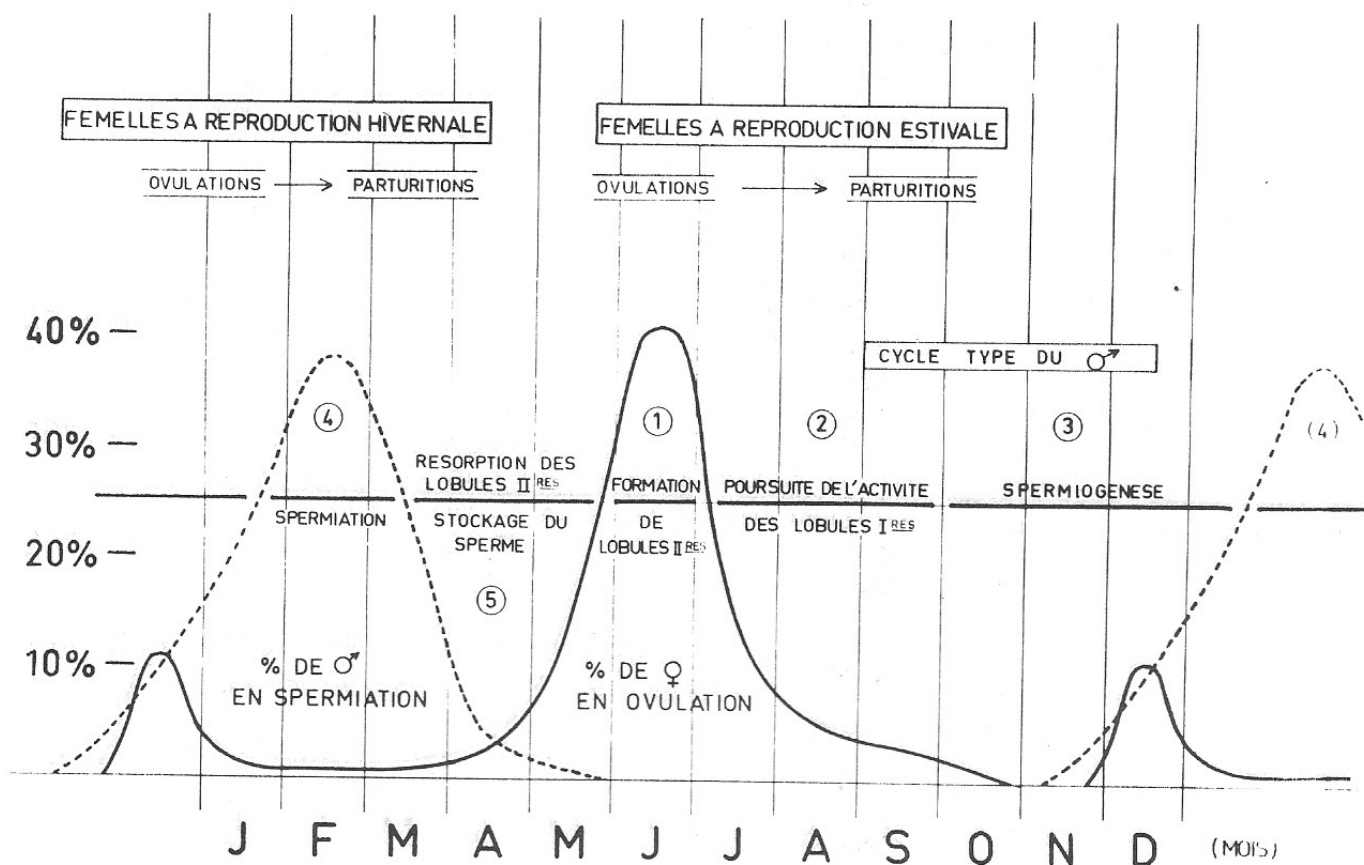


Fig. 1 - Cycle annuel de reproduction de la pastenague *Urolophus halleri*, d'après les données et les interprétations de Babel (1963) : pourcentages mensuels de femelles ovulantes et de mâles en cours de spermiation. Le cycle type du mâle (simple, annuel) et les deux cycles possibles de la femelles (en majorité estivales), sont indiqués. Les femelles hivernales sont fécondées par les mâles les plus tardifs, en septembre, et stockent des spermatozoïdes jusqu'en décembre - ou par les mâles les plus précoces du cycle suivant.

- Annual reproductive cycle of the stingray *Urolophus halleri*, according to Babel's data and interpretations (1963). Monthly percentage of ovulating females and spermiating males. The typical male cycle (single, annual) and the alternate female cycles (the majority ovulates in summer) are indicated. Winter females can be inseminated, either by the tardy males in September, the sperm being stored until December, or by the most precocious males of the following cycle.

Dans une espèce donnée, la température de l'eau influence sans doute la durée de la gestation, à condition toutefois que la température interne de la mère ne subisse aucune régulation. On sait que les requins pélagiques sont capables d'une telle régulation. En est-il de même pour l'aiguillat ? En effet, la vitesse de croissance des embryons, durant deux années successives, ne semble pas faiblir en hiver, chez la population migrant entre la Norvège et l'Ecosse (cf. Mellinger, 1971).

Les Sélaciens vivipares, plus particulièrement, sont sujets à des migrations lointaines, combinées à une ségrégation sexuelle et par classes d'âge qui sont des traits communs à tous les Chondrichthyens (Muñoz-Chápuli, 1984). Il s'y ajoute une ségrégation bathymétrique. Par exemple, *Centroscymnus coelolepis* vit à 600-1 300 m de profondeur dans la baie de Suruga (Japon), sauf les femelles gravides (100-600 m) (Yano & Tanaka, 1988). Ce dernier type de ségrégation correspond probablement à la nécessité de respecter un seuil de température (ici, non mentionné par les auteurs), pour assurer la croissance embryonnaire. Une autre étude monographique, effectuée par Teixeira Lessa (1982) sur la guitare de mer brésilienne *Rhinobatos horkelii*, démontre la réalité de cette hypothèse. Au cours du cycle annuel, femelles et mâles adultes migrent vers les plages (0-10 m de profondeur) aux environs du 1er mars, pour accomplir la parturition, l'accouplement et l'ovulation, immédiate. Les embryons passent 9 mois en état de « léthargie » (longueur du corps inférieure à 15 mm) pendant le séjour des femelles gravides en profondeur (80-115 m, parfois 300 m), alors qu'ils croissent de 15 à 260-290 mm durant les 3 mois de séjour près des côtes et de réchauffement estival des eaux (16°C --> 24°C).

Comparant diverses espèces vivipares placentaires (Carcharhinidae et Hemigaleidae) pêchées sur les côtes septentrionales de l'Australie, Stevens (1986), Stevens & Wiley (1986) soulignent que les petits squales sédentaires littoraux n'ont pas de cycle saisonnier, tandis que les espèces de grande taille ont un cycle annuel très net. L'un d'entre eux donne même régulièrement deux portées par an (*Hemigaleus microstoma*).

#### - Espèces ovipares

Chez la roussette *Scyliorhinus canicula*, qui se reproduit en toutes saisons en Méditerranée, un cycle annuel a été décrit en mer d'Irlande et à Plymouth chez la femelle par Sumpter (1976), Sumpter & Dodd (1979), et à Roscoff chez le mâle par Garnier & Coquil (1987 : communication personnelle), Garnier *et al.* (1988). En fait, la femelle présente une interruption de ponte en septembre, un cycle de l'index gonosomatique, ainsi que des cycles des stéroïdes sexuels plasmatiques et du contenu gonadotrope du lobe ventral (mesuré par un test biologique). Mais il conviendrait de répéter ces observations sur plusieurs années et sur un nombre plus grand d'individus avant de conclure. D'autre part, on ignore tout de la vitesse de croissance des ovocytes dans cette espèce. La persistance d'un cycle annuel en captivité (Mellinger, 1983) n'est pas plus sûre. Il en est de même pour les autres *Scyliorhinidae* étudiés par Capapé (1986).

Chez le mâle, suivi jusqu'à présent sur deux années entières à Roscoff, les fluctuations importantes des androgènes dans le plasma et dans les testicules, celles du poids du corps, des testicules, et du nombre de spermatozoïdes stockés dans le conduit épидidymaire, indiquent qu'il s'agissait d'un échantillon hétérogène.

Chez les requins-porcs *Heterodontus galeus* et *H. portus-jacksoni*

(McLaughlin & O'Gower, 1971), la seule observation relative à un éventuel cycle annuel porte sur l'arrivée de femelles adultes, accompagnées de quelques mâles, sur les lieux de ponte (récifs coralliens australiens), début août, et sur la ponte elle-même qui a lieu en août-septembre.

Chez les Rajidae, l'absence de cycle annuel a été constatée chez *Raja erinacea* (Richards *et al.*, 1963), *Raja naevus* et les autres espèces étudiées par Du Buit (1974), *Raja garmani* (McEachran, 1970), et les nombreuses espèces tunisiennes étudiées par Capapé (1986). Cela n'empêche évidemment pas l'existence, habituelle, de variations annuelles dans la fréquence des coques dans les oviductes. Mais la ponte est ininterrompue.

Holden (1975) a conclu à l'existence d'un cycle annuel chez la femelle de *Raja clavata* autour des îles Britanniques. Mais ses données concernant l'époque de l'accouplement sont très insuffisantes. Les données sur la taille des ovocytes et sur la fréquence des femelles contenant des oeufs prêts à être pondus, mois par mois, comportent des lacunes (août, novembre) et des effectifs insuffisants pour les autres mois (sauf en avril-juillet). Enfin, deux échantillons recueillis en décembre, l'un en mer d'Irlande, l'autre en mer du Nord, ont fourni des résultats contradictoires. Tous ces résultats résultent sans doute de l'intense ségrégation des classes d'âge signalée par cet auteur.

Jusqu'à preuve du contraire, j'admettrai donc qu'il n'existe pas de cycle annuel chez les espèces ovipares de Sélaciens. Les observations histologiques de Vu Tan Tue (1972) sur l'Holocéphale *Chimaera monstrosa* ne sont pas probantes, en l'absence de toute donnée biométrique. *Hydrolagus colliei* ne présente pas de cycle (cf. Dodd *et al.*, 1982).

#### TAILLE ET FÉCONDITÉ CHEZ LES SÉLACIENS VIVIPARES

J'ai montré chez la torpille marbrée du golfe de Gascogne l'existence d'une corrélation positive entre la fécondité (ovarienne, utérine) et la taille des femelles (Mellinger, 1971). Sauf accident, la portée varie de 5 à 18 jeunes. La première gestation n'a lieu qu'à la taille (longueur totale de 40 cm). En Tunisie, Capapé (1979) compte 2 à 13 embryons, mais les relations sont tout à fait superposables. Par contre, les données indiquées par Ranzi (1937) pour la baie de Naples me semblent aberrantes (cf. Mellinger, 1971, p. 208).

Chaque fois qu'un échantillon représentatif de la population, et assez grand, permet d'établir une relation de ce type, en fonction de la taille ou du poids (ce qui semble préférable), on peut supposer qu'elle représente une caractéristique assez stable de l'espèce considérée, et un élément de sa stratégie démographique. Lorsqu'il s'agit de squales pélagiques, souvent cosmopolites, on comprend qu'il y ait une grande constance des caractères biométriques, comme la taille de première gestation, le diamètre de l'oeuf mûr, et la relation fécondité-taille. Il est plus surprenant de constater la même stabilité dans des espèces sédentaires, comme les torpilles.

De nombreuses relations fécondité-taille sont actuellement connues chez les Sélaciens vivipares. L'estimation de la fécondité chez les ovipares est beaucoup plus difficile (Capapé, 1985 b).

A l'intérieur d'un même genre, comme *Galeorhinus*, de fécondité élevée, les relations fécondité-taille sont très différentes d'une espèce à l'autre (cf. Capapé & Mellinger, 1988). Chez *G. zyopterus*, la femelle porte en

moyenne 28 embryons à 160 cm de longueur, 40 embryons à 195 cm ; cette relation est très nette. Chez *G. galeus*, moins bien connu, la relation est sans doute superposable à la précédente. Au contraire, la corrélation fécondité-taille est faible chez *G. japonicus*, l'espèce la plus petite.

Observant la ségrégation sexuelle du requin marteau *Sphyrna lewini*, Klimley (1987) a suggéré que la formation de bancs côtiers très actifs de jeunes femelles permettrait à celles-ci d'obtenir une croissance plus rapide que les mâles, et ceci expliquerait le fait que la taille de première maturité soit plus élevée chez les femelles, en rapport avec les exigences de la viviparité. Il généralise même cette hypothèse à l'ensemble des Sélaciens vivipares. C'est une illusion, car s'il est bien établi que, dans certaines espèces, la croissance des mâles devient plus lente que celle des femelles à partir d'une certaine taille, ce phénomène n'est pas général, et touche aussi bien des ovipares (*Raja clavata* : cf. Mellinger, 1971, p. 212) que des vivipares (*Squalus acanthias* : *ibidem* ; *Galeorhinus japonicus* : cf. Capapé & Mellinger, 1988).

Bien qu'il n'existe encore que peu de courbes de croissance pour les Sélaciens à l'heure actuelle, il semble que le dimorphisme de taille soit bien un caractère sexuel secondaire, donc (selon la définition que j'ai adoptée ici) déterminé par l'action des hormones gonadiques au moment de la maturation sexuelle, et non par le comportement alimentaire.

## CONCLUSION

Cette analyse des travaux récents, et la reconsidération d'un certain nombre d'idées reçues à propos de la biologie de la reproduction des Chondrichthyens, montrent quels sont les problèmes à résoudre, les écueils à éviter, et la diversité des traits biologiques dont il faudra tenir compte dans de futures études expérimentales. Il y a de la place, dans ce domaine, pour de nombreux jeunes chercheurs. La grande taille de ces poissons est favorable aux études biochimiques et physiologiques.

La fécondité annuelle et la fécondité totale (calculée sur la vie entière) sont probablement plus élevées chez les Chondrichthyens ovipares que chez les vivipares. La taille des nouveau-nés, et surtout leur poids, expression de l'effort de reproduction, sont plus grands chez les vivipares. La maturation sexuelle est en général tardive, la longévité très élevée. Poissons ovipares exclusivement marins et stratèges de type K dès l'origine, les Chondrichthyens ont encore accentué cette dernière tendance grâce à l'évolution de nombreuses familles vers la viviparité. Toutes les formes de viviparité ont été inventées par eux. Grâce à ces innovations, ils ont pu accéder à la haute mer, parfois aux eaux douces ou saumâtres. Prédateurs voraces, opportunistes, parfois spécialisés, ils concurrencent les Téléostéens dans tous les océans, et parfois les dominent : ainsi, guitares de mer et anges de mer sont les produits majeurs de la pêche le long des côtes sud du Brésil. Mais, contrairement aux Téléostéens, les Chondrichthyens constituent une ressource vite épuisée, dont la gestion doit être rigoureuse.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alluchon-Gérard M.J., 1982. - Hypophyse et thyroïde chez l'embryon et le nouveau-né de la roussette (*Scyllium canicula* Cuv., Chondrichthyens) : contribution à l'étude de leur développement et de leurs fonctions. - Thèse Dr. Sc. Nat., Univ. Reims, 316 p. dactyl.
- Babel J.S., 1963. - Reproduction, life history and ecology of the round stingray, *Urolophus halleri* Cooper. - Ph. D. Dissertation, Univ. S. Calif., XIII + 260 p. (Cf. *Diss. Abstr.*, 24 (8) : 3 061, 1964 ; *Calif. Dept. Fish Game Fish Bull. N° 137*, 1967).

- Boisson C., Mattei X. & Mattei C., 1968. - La spermiogenèse de *Rhinobatus cemiculus* Geof. St. Hilaire (Sélacien, Rhinobatidae). Etude au microscope électronique. - *Bull. Inst. Fr. Afr. Noire*, 30 A : 659-673.
- Botte V., Chieffi G. & Stanley H.P., 1963. - Histological and histochemical observations on the male reproductive tract of *Scyliorhinus stellaris*, *Torpedo marmorata* and *T. torpedo*. - *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 33 : 224-242.
- Bullesbach E.E., Gowan L.K., Schwabe C., Steinetz B.G., O'Byrne E. & Callard I.P., 1986. - Isolation, purification and the sequence of relaxin from spiny dogfish, *Squalus acanthias*. - *Eur. J. Biochem.*, 161 (2) : 335-342.
- Bullesbach E.E., Schwabe C. & Callard I.P., 1987. - Relaxin from an oviparous species, the skate *Raja erinacea*. - *Biochem. Biophys. Res. Comm.*, 143 (1) : 273-280.
- Callard G.V., Pudney J.A., Mak P. & Canick J.A., 1985. - Stage-dependent changes in steroidogenic enzymes and estrogen receptor during spermatogenesis in the testis of the dogfish *Squalus acanthias*. - *Endocrinology*, 117 (4), 1 328-1 335.
- Capapé C., 1979. - La torpille marbrée, *Torpedo marmorata* Risso, 1810 (Pisces, Rajiformes) des côtes tunisiennes : nouvelles données sur l'écologie et la biologie de la reproduction de l'espèce, avec une comparaison entre les populations méditerranéennes et atlantiques. - *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 13<sup>e</sup> sér., 1 : 79-97.
- Capapé C., 1985 a. - Nouvelle description de *Centrophorus granulosus* (Schneider, 1801) (Pisces, Squalidae). Données sur la biologie de la reproduction et le régime alimentaire des spécimens des côtes tunisiennes. - *Bull. Inst. Natn. Scient. Tech. Océanogr. Pêche Salambô*, 12 : 97-141.
- Capapé C., 1985 b. - Propos sur la fécondité des Poissons Sélaciens. - *Archs. Inst. Pasteur Tunis*, 62 (3) : 305-328.
- Capapé C., 1985 c. - Propos sur la sexualité des Poissons Sélaciens. - *Archs. Inst. Pasteur Tunis*, 62 (4) : 429-464.
- Capapé C., 1986. - Propos sur le cycle de reproduction des Poissons Sélaciens. - *Archs. Inst. Pasteur Tunis*, 63 (2-3) : 247-275.
- Capapé C., 1988. - Note sur la validité de *Dasyatis marmorata* (Steindachner, 1892) (Pisces, Dasyatidae), et nouvelles données sur la biologie de la reproduction et le régime alimentaire des spécimens des côtes tunisiennes. - *Oebalia* (sous presse).
- Capapé C. & Mellinger J., 1988. - Nouvelles données sur la biologie de la reproduction du milandre, *Galeorhinus galeus* (Liné, 1758) (Pisces, Triakidae) des côtes tunisiennes. - *Cah. Biol. Mar.*, 29 (1) : 135-146.
- Capapé C. & Quignard J.P., 1980. - Recherches sur la biologie de *Squalus blainvillei* (Risso, 1826) (Pisces, Squalidae) des côtes tunisiennes : relations taille-poids du corps, du foie et des gonades. Coefficient de condition. Croissance embryonnaire. - *Archs. Inst. Pasteur Tunis*, 57 (4) : 385-408.
- Castro J.I., Bubucis P.M. & Overstrom N.A., 1988. - The reproductive biology of the chain dogfish, *Scyliorhinus retifer*. - *Copeia*, 1988 (3), 740-746.
- Chen C.T., Teshima K. & Mizue K., 1973. - Studies on sharks. IV. Testes and spermatogenesis in Selachians. - *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.*, 35 : 53-65.
- Chieffi G., 1959. - Sex differentiation and experimental sex reversal in elasmobranch fishes. - *Arch. Anat. micr. Morph. exp.*, 48 bis : 21-36.
- Chieffi G., 1961. - La luteogenesi nei selaci ovovivipari. Ricerche istologica e istochimica in *Torpedo marmorata* e *Torpedo ocellata*. - *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 32 : 145-166.
- Coles R.J., 1916. - Natural history notes on the devilfish, *Manta birostris* and *Mobula olfersi*. - *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. N.Y.*, 33 : 648-657.
- Collenot G. & Ozon R., 1964. - Mises en évidence biochimique et histochimique d'une  $\Delta^5$ -3- $\beta$ -hydroxystéroïde déshydrogénase dans le testicule de *Scyliorhinus canicula* L. - *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 89 (4) : 577-587.
- Collenot G., 1969 a. - Etude biométrique de la croissance relative des ptérygopodes chez la roussette *Scyliorhinus canicula* L. - *Cah. Biol. Mar.*, 10 : 309-323.
- Collenot G., 1969 b. - Apparition et évolution de l'activité endocrine du testicule de *Scyliorhinus canicula* L. (Elasmobranch). - *Ann. Embryol. Morphogen.*, 2 (4) : 461-477.
- Collenot G. & Damas D., 1975. - Mise en évidence de la nature protéique de corps énigmatiques présents dans le testicule de *Scyliorhinus canicula* L. (Elasmobranch). - *Cah. Biol. Mar.*, 16 : 39-46.
- Collenot G. & Damas D., 1980. - Etude ultrastructurale de la cellule de Sertoli au cours de la spermiogenèse chez *Scyliorhinus canicula* L. - *Cah. Biol. Mar.*, 21 : 209-219.
- Compagno L.J.V., 1984. - Sharks of the World. - In : *F.A.O. Fish Synopsis Nr 125, vol. 4, Pt. 1 & 2*, 249 & 655 p. - Rome : F.A.O.
- Craik I.C.A., 1978 a. - Effects of hypophysectomy on vitellogenesis in the elasmobranch *scyliorhinus canicula* L. - *Gen. Comp. Endocrinol.*, 36 (1) : 63-67.
- Craik I.C.A., 1978 b. - Plasma levels of vitellogenin in the elasmobranch *Scyliorhinus canicula* L. (lesser spotted dogfish). - *Comp. Biochem. Physiol.*, 60 B : 9-18.
- Craik I.C.A., 1978 c. - Kinetic studies of vitellogenin metabolism in the elasmobranch *Scyliorhinus canicula* L. - *Comp. Biochem. Physiol.* 61 A (2) : 355-362.
- Dean B., 1906. - Chimearoid fishes and their development. - *Publ. Carnegie Inst. Washington*, 32 : 1-174.
- Della Corte F., Botte V. & Chieffi G., 1961. - Ricerca istochimica dell'attività della steroide 3 $\beta$ -olo-deidrogenasi nel testicolo di *Torpedo marmorata* Risso e di *Scyliorhinus stellaris* (L.). - *Atti Soc. Peloritana Sc. Fis. Mat. Nat.*, 7 (3-4) : 393-397.
- Diez J.M. & Davenport J., 1987. - Embryonic respiration in the dogfish (*Scyliorhinus canicula* L.). - *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 67 : 249-261.



- Dobson S. & Dodd J.M., 1977 a. - Endocrine control of the testis in the dogfish *Scyliorhinus canicula* L. - *Gen. Comp. Endocrinol.*, 32 : 41-71.
- Dobson S. & Dodd J.M., 1977 b. - The roles of temperature and photoperiod in the response of the testis of the dogfish, *Scyliorhinus canicula* L. to partial hypophysectomy (ventral lobectomy). - *Gen. Comp. Endocrinol.*, 32 : 114-115.
- Dodd J.M., 1983. - Reproduction in cartilaginous fishes (Chondrichthyes). In: *Fish Physiology* (W.S. Hoar & D.J. Randall, eds.), 9A : 31-95.
- Dodd J.M., Dodd M.H.I., Sumpter J.P. & Jenkins N., 1982. - Gonadotrophic activity in the buccal lobe (Rachendachhypophyse) of the pituitary gland of the rabbit fish *Hydrolagus collei* (Chondrichthyes : Holocephali). - *Gen. Comp. Endocrinol.*, 48 (2) : 174-180.
- Dodd M.H.I. & Dodd J.M., 1980. - Ultrastructure of the ovarian follicle in the dogfish *Scyliorhinus canicula*. - *Gen. Comp. Endocrinol.*, 40 (3) : 330-331 (Abstr.).
- Dodd M.H.I. & Duggan R.T., 1982. - Trawl stress ovulation in the dogfish *Scyliorhinus canicula*. - *Gen. Comp. Endocrinol.*, 46 : 392 (Abstr.).
- Dral A.J., 1980. - Reproduction en aquarium du requin de fond tropical *Chiloscyllium griseum* Müller et Henlé (Orectolobidés). - *Rev. Fr. Aquariol.*, 7 : 99-104.
- Du Buit M.H., 1974. - Contribution à l'étude des populations de raies du nord-est atlantique des Faeroe au Portugal. - Thèse Dr. Sc. Nat., Univ. Paris VI, 171 p.
- Foulley M.M. & Mellinger J., 1980. - Etude chronologique, structurale et biométrique de l'oeuf et de son développement chez la petite roussette (*Scyliorhinus canicula*) élevée en eau de mer artificielle. - *Reprod. Nutr. Dév.*, 20 : 1 835-1 848.
- Garcia M.L., 1984. - Sobre la biología de *Discopyge tschudii* (Chondrichthyes, Narcinidae). - *Physis, Buenos Aires*, 42 A (103) : 101-112.
- Garnier D.H., Coquil C. & Chauvin J., 1988. - Seasonal variation of plasma and testicular sex steroids levels in a selachian (*Scyliorhinus canicula*). - *Gen. Comp. Endocrinol.* (sous presse).
- Gilmore R.G., 1983. - Observations on the embryos of the longfin mako, *Isurus paucus*, and the big eye thresher, *Alopias superciliosus*. - *Copeia*, 1983 (2) : 375-382.
- Gilmore R.G., Dodrill J.W. & Linley P.A., 1983. - Reproduction and embryonic development of the sand tiger shark, *Odontaspis taurus* (Rafinesque). - *Fish. Bull.*, 81 (2) : 201-225.
- Gowan L.K., Reinig J.W., Schwabe C., Bedarkar S. & Blundell T.L., 1981. - The primary and tertiary structure of relaxin from the sand tiger shark, *Odontaspis taurus*. - *FEBS Letters*, 129 (1) : 80-82.
- Gudger E.W., 1951. - How difficult parturition in certain viviparous sharks and rays is overcome. - *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, 67 : 56-86.
- Hamlett W.C., 1987. - Comparative morphology of the elasmobranch placental barrier. - *Archs. Biol. (Bruxelles)*, 98 : 135-162.
- Hamlett W.C., Wourms J.P. & Hudson J.S., 1985 a. - Ultrastructure of the full-term shark (*Carcharhinus plumbeus*) yolk sac placenta. I, II, III. - *J. Ultrastr. Res.* 91 (3) : 192-231.
- Hamlett W.C., Wourms J.P. & Smith J.W., 1985 b. - Stingray placental analogues : structure of trophonemata in *Rhinoptera bonasus*. - *J. Submicr. Cytol.*, 17 (4) : 541-550.
- Harris J.E., 1951. - *Diademodus hydei*, a new fossil shark from the Cleveland Shale. - *Proc. Zool. Soc. London*, 120 B : 683-697.
- Heath G.W., 1961. - The anatomy and growth pattern of the claspers and siphon sacs of the spiny dogfish, *Squalus acanthias* Linnaeus, and the smooth dogfish, *Mustelus canis* Mitchill. Ph. D. Dissertation, Cornell Univ., 366 p. (cf. *Diss. Abstr.*, 21 (7) : 2 053-2 054, 1961).
- Hickling C.F., 1963. - On the small deep-sea shark *Etmopterus spinax* L., and its cirripede parasite *Anelasma squalicola* (Loven). - *J. Linn. Soc. Zool.* 45 : 17-24.
- Hitz C.R., 1964. - Observations on egg cases of the big skate (*Raja binoculata*) found in Oregon coastal waters. - *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 21 (4) : 851-854.
- Holden M.J., 1975. - The fecundity of *Raja clavata* in British waters. - *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 36 (2) : 110-118.
- Holstein A.F., 1969. - Zur Frage der lokalen Steuerung der Spermatogenese beim Dornhai (*Squalus acanthias* L.). - *Z. Zellforsch.*, 93 : 265-281.
- Honma Y., Toda Y. & Chiba A., 1987. - Vascularization of the hypothalamo-hypophysial complex in Japanese elasmobranchs : a scanning electron microscope study of blood vascular casts. - *Archs. Histol. Jap.*, 50 (1) : 39-48.
- Janvier P. & Lund R., 1985. - Ces étranges bêtes du Montana. - *La Recherche, Paris*, 16 (162) : 98-100
- Johnson R.H. & Nelson D.R., 1978. Copulation and possible olfaction-mediated pair formation in two species of carcharhinid sharks. - *Copeia*, 1978 (3) : 539-542.
- Jollie W.P. & Jollie L.G., 1967 a. - Electron microscopic observations on the yolk sac of the spiny dogfish, *Squalus acanthias*. - *J. Ultrastr. Res.*, 18 : 102-126.
- Jollie W.P. & Jollie L.G., 1967 b. - Electron microscopic observations on accommodations to pregnancy in the uterus of the spiny dogfish, *Squalus acanthias*. - *J. Ultrastr. Res.*, 20 : 161-178.
- Jones B.C. & Geen G.H., 1977. - Reproduction and embryonic development of spiny dogfish *Squalus acanthias* in the Strait of Georgia, British Columbia, Canada. - *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 34 (9) : 1 286-1 292.
- Jones N. & Jones R.C., 1982. - The structure of the male genital system of the Port-Jackson shark, *Heterodontus portusjacksoni*, with particular reference to the genital ducts. - *Austr. J. Zool.*, 30 : 523-541.

- Jones R.C., Jones N. & Djakiew D., 1984. - Luminal composition and maturation of spermatozoa in the male genital ducts of the Port-Jackson shark *Heterodontus portusjacksoni*. - *J. Exp. Zool.*, 230 (3) : 417-426.
- Klimley A.P., 1980. - Observations on the courtship and copulation in the nurse shark *Ginglymostoma cirratum*. *Copeia*, 1980 (4) : 878-882.
- Klimley A.P., 1987. - The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. - *Envir. Biol. Fish.*, 18 (1) : 27-40.
- Koob T.J., Laffan J.J., Callard I.P., 1984. - Effects of relaxin and insulin on reproductive tract size and early fetal loss in *Squalus acanthias*. - *Biol. Reprod.*, 31 (2) : 231-238.
- Koob T.J., Tsang P. & Callard I.P., 1986. - Plasma estradiol, testosterone and progesterone levels during the ovulatory cycle of the skate, *Raja ericanea*. - *Biol. Reprod.*, 35 (2) : 267-275.
- Kormanik G.A., 1988. - Time course of the establishment of uterine seawater conditions in late-term pregnant spiny dogfish (*Squalus acanthias*). - *J. Exp. Biol.*, 137 : 443-456.
- Kormanik G.A. & Evans D.H., 1986. - The acid-base status of prenatal pups of the dogfish *Squalus acanthias* in the uterine environment. - *J. Exp. Biol.*, 125 : 173-180.
- La Marca M.J., 1964. - The functional anatomy of the clasper and clasper gland of the yellow stingray, *Urolophus jamaicensis* (Cuvier). - *J. Morph.*, 114 : 303-324.
- Lelièvre H., 1986. - Les placodermes et leurs relations phylétiques avec les autres Gnathostomes. *Océanis*, 12 (3) : 139-149.
- Lukina N.A., 1987. - Ultrastructural study of early oogenesis in the dogfish *Squalus acanthias*. - *Tsitologiya*, 29 (5) : 531-536.
- Lund R., 1986. - The diversity and relationships of the Holocephali. In : *Indo-Pacific Fish Biology* (T. Uyeno et al., eds.), : 97-106. - Tokyo : Ichthyol. Soc. Japan.
- Lupo di Prisco C., 1968. - Biosynthesis of steroid hormones in the ovary of two species of elasmobranch fishes : the oviparous *Scyliorhinus stellaris* and the ovoviviparous *Torpedo marmorata*. - *Riv. Biol.*, 61 : 131-146.
- Lupo di Prisco C., Botte V. & Chieffi G., 1965. - Differenze nella capacità di biosintesi degli ormoni steriodi tra follicoli post-ovulatori ed atresici in *Torpedo marmorata* e *Scyliorhinus stellaris*. - *Boll. Zool.*, 32 : 185-191.
- McEachran J.D., 1970. - Egg capsules and reproduction biology of the skate *Raja garmani* (Pisces : Rajidae). - *Copeia*, 1970 : 197-199.
- McLaughlin R.H. & O'Gower A.K., 1971. - Life history and underwater biology studies of a heterodont shark. - *Ecol. Monogr.*, 41(4) : 271-289.
- Mak P. & Callard G.V., 1987. - A novel steroid-binding protein in the testis of the dogfish *Squalus acanthias*. - *Gen. Comp. Endocrinol.*, 68 (1) : 104-112.
- Matthews L.H., 1950. - Reproduction in the basking shark *Cetorhinus maximus* (Gunner). - *Phil. Trans. Roy. Soc., London*, 234 B : 247-316.
- Mellinger J., 1964. - Les relations neuro-vasculo-glandulaires dans l'appareil hypophysaire de la rousette, *Scyliorhinus canicula* (L.) (Poissons Elasmobranches). - *Archs. Anat. Histol. Embryol.*, 47 : 1-201.
- Mellinger J., 1965 a. - Observation *in vivo* de la circulation hypophysaire chez la raie (*Raja undulata*) et la torpille (*Torpedo marmorata*). - *C. R. Acad. Sci., Paris*, 261 : 5 671-5 674.
- Mellinger J., 1965 b. - Stades de la spermatogenèse chez *Scyliorhinus canicula* (L.) : description, données histo-chimiques, variations normales et expérimentales. - *Z. Zellforsch.*, 67 : 653-673.
- Mellinger J., 1966. - Etude biométrique et histophysiologique des relations entre les gonades, le foie et la thyroïde chez *Scyliorhinus canicula* (L.). Contribution à l'étude des caractères sexuels secondaires des Chondrichthyens. *Jah. Biol. Mar.*, 7 : 107-137.
- Mellinger J., 1969. - Développement postembryonnaire de l'adénohypophyse de la torpille (*Torpedo marmorata*, Chondrichthyens) : évolution du système des cavités et manifestations du dimorphisme sexuel. - *Ann. Univ. ARERS, Reims*, 7 : 33-48.
- Mellinger J., 1971. - Croissance et reproduction de la torpille (*Torpedo marmorata*). I. Introduction. Ecologie. Croissance générale et dimorphisme sexuel. Cycle. Fertilité. - *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 105 : 165-218.
- Mellinger J., 1972. - Types cellulaires et fonctions de l'adénohypophyse de la torpille (*Torpedo marmorata*). - *Gen. Comp. Endocrinol.*, 18 : 608 (Abstr.).
- Mellinger J., 1973 a. - Croissance et reproduction de la torpille (*Torpedo marmorata*). II. Croissance et variations pondérales de l'appareil digestif, particulièrement du foie. - *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 107 : 213-230.
- Mellinger J., 1973 b. - Observation de l'érection des ptérygopodes de la rousette (*Scyllium canicula* Cuv.) et remarques sur l'accouplement des Chondrichthyens. - *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 98 (2) : 313-320.
- Mellinger J., 1974. - Croissance et reproduction de la torpille (*Torpedo marmorata*). III. L'appareil génital femelle. - *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 108 : 107-150.
- Mellinger J., 1976. - Croissance et reproduction de la torpille (*Torpedo marmorata*). IV. Croissance, dimorphisme sexuel et variation de la glande interrénale, de la thyroïde et de l'hypophyse. - *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 110 : 333-386.
- Mellinger J., 1981. - Biologie et physiologie du développement, de la croissance et de la reproduction des torpilles : un aperçu des recherches depuis 1965. - *Archs. Inst. Pasteur Tunis*, 58 : 441-463.
- Mellinger J., 1983. - Egg-case diversity among dogfish, *Scyliorhinus canicula* (L.) : a study of egg laying rate and nida-mental gland secretory activity. - *J. Fish Biol.*, 22 : 83-90.
- Mellinger J. & Dubois M.P., 1973. - Confirmation, par l'immunofluorescence, de la fonction corticotrope du lobe rostral et de la fonction gonadotrope du lobe ventral de l'hypophyse d'un Poisson cartilagineux, la torpille

- marbrée (*Torpedo marmorata*). - *C. R. Acad. Sci., Paris*, 276 D : 1 879-1 881.
- Mellinger J., Wriesez F. & Alluchon-Gérard M.J., 1986. - Developmental biology of an oviparous shark, *Scyliorhinus canicula*. In : *Indo-Pacific Fish Biology* (T. Uyeno ed.) : 310-332. - Tokyo : Ichthyol. Soc. Japan.
- Mellinger J. & Wriesez F., 1988. - Biologie et physiologie du développement de deux Sélaciens ovipares, les roussettes *Scyliorhinus canicula* et *S. stellaris*. - *Bull. Soc. Zool. Fr.* (sous presse).
- Menni R.C., 1986. - Shark biology in Argentina : a review. In : *Indo-Pacific Fish Biology* (T. Uyeno et al., eds) : 425-436. - Tokyo : Ichthyol. Soc. Japan.
- Metten H., 1939. - Studies on the reproduction of the dogfish. - *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 230 B : 217-238.
- Moyne G. & Collenot G., 1982. - Unusual nucleolar fine structure in the Sertoli cells of the dogfish *Scyliorhinus canicula*. - *Biol. Cell.*, 44 (3) : 239-248.
- Muñoz-Chàpuli R., 1984. - Ethologie de la reproduction chez quelques requins de l'Atlantique Nord-Est. - *Cybiurn*, 8 (4) : 1-14.
- Notarbartolo di Sciara G., 1988. - Natural history of the rays of the genus *Mobula* in the Gulf of California. - *Fish. Bull.*, 86 (1) : 45-66.
- Otake T. & Mizue K., 1985. - The fine structure of the placenta of the blue shark, *Prionace glauca*. - *Jap. J. Ichthyol.*, 32 (1) : 52-59.
- Otake T. & Mizue K., 1986. - The fine structure of the intra-uterine epithelium during late gestation in the blue shark, *Prionace glauca*. - *Jap. J. Ichthyol.*, 33(2) : 162-167.
- Price K.S., 1967. - Copulatory behaviour in the clearnose skate, *Raja eglanteria*, in lower Chesapeake Bay. - *Copeia*, 1967 : 854-855.
- Pudney J. & Callard G.V., 1984 a. - Development of agranular reticulum in Sertoli cells of the testis of the dogfish *Squalus acanthias* during spermatogenesis. - *Anat. Rec.*, 209 (3) : 311-322.
- Pudney J. & Callard G.V., 1984 b. - Identification of Leydig-like cells in the testis of the dogfish *Squalus acanthias*. - *Anat. Rec.*, 209 (3) : 323-330.
- Pudney J. & Callard G.V., 1986. - Sertoli cell cytoplasm in the semen of the spiny dogfish *Squalus acanthias*. - *Tiss. Cell.*, 18 (3) : 375-382.
- Quignard J.P., 1973. - Recherches sur la biologie d'un Sélacien du golfe de Tunis, *Torpedo torpedo* Linné, 1758 (Croissance relative, croissance absolue, coefficient de condition). - *Ann. Inst. Michel Pacha*, 1973 (6) : 72-110.
- Quignard J.P. & Capapé C., 1974. - Recherches sur la biologie d'un Sélacien du golfe de Tunis, *Torpedo torpedo* Linné, 1758 (Ecologie, sexualité, reproduction). *Bull. Inst. Océanogr. Pêche Salambô*, 3 (1-4) : 99-129.
- Ranzi S., 1932. - Le basi fisio-morfologiche dello sviluppo embrionale dei Selaci. Parte I. - *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 12 : 209-290.
- Ranzi S., 1934. - Le basi fisio-morfologiche dello sviluppo embrionale dei Selaci. Parte II e III. - *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 13 : 331-347.
- Ranzi S., 1936 a. - Zur Kenntnis der Fortpflanzung bei den Selachiern. - *Naturwiss*, 24 : 642-646.
- Ranzi S., 1936 b. - Ghiandole endocrine, maturità sessuale e gestazione nei Selaci. - *Rend. Accad. Naz. Lincei*, Ser. VI, 24 : 528-530.
- Ranzi S., 1937. - Fegato, metabolismo dei lipidi e funzione sessuali nei Vertebrati. - *Arch. Zool. Ital.*, 24 : 169-192.
- Reed J.K. & Gilmore R.G., 1981. - Inshore occurrence and nuptial behavior of the roughtail stingray *Dasyatis centroura* (Dasyatidae) on the continental shelf East Central Florida. - *Northeast Gulf Sci.*, 5 (1) : 59-62.
- Richards S.W., Merriman D. & Calhoun L.H., 1963. - Studies on the marine resources of southern New England. IX. The biology of the little skate, *Raja erinacea* Mitchill. - *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 18 (3) : 4-67.
- Rossouw G.J., 1987. - Function of the liver and hepatic lipids of the lesser sand shark *Rhinobatos annulatus* Müller & Henlé. - *Comp. Biochem. Physiol.*, 86 B : 785-790
- Rusaouën M., 1976. - The dogfish shell gland, a histochemical study. - *J. exp. mar Biol. Ecol.*, 23 : 267-283.
- Rusaouën M., 1978. - Etude ultrastructurale des zones à sécrétions protéiques et glycoprotéiques de la glande nidamentaire de la roussette à maturité. - *Arch. Anat. Micr. Morph. exp.*, 67 (2) : 107-119.
- Simpson T.H. & Wardle C.S.A., 1967. - A seasonal cycle in the testis of the spurdog, *Squalus acanthias*, and the sites of 3 $\beta$ -hydroxysteroid dehydrogenase activity. - *J. Biol. Mar. Ass. U.K.*, 47 : 699-708.
- Sourdaine P. & Jégou B., 1987. - Identification of the stages of spermatogenesis in freshly isolated dogfish (*Scyliorhinus canicula* L.) seminiferous lobules by a transillumination technique. In : *7th Workshop on Development and Function of the Reproductive Organs* (Turku, Finlande).
- Stanley H.P., 1963. - Urogenital morphology in the chimaeroid fish *Hydrolagus colliei* (Lay and Bennett). - *J. Morph.*, 112 : 99-128.
- Stanley H.P., 1966. - The structure and development of the seminiferous follicle in *Scyliorhinus canicula* and *Torpedo marmorata*. - *Z. Zellforsch.*, 75 : 453-468.
- Stanley H.P., 1971. - Fine structure of spermiogenesis in the elasmobranch fish *Squalus suckleyi*. - *J. Ultrastruct. Res.*, 36 (1-2) : 86-118.
- Stanley H.P., 1983. - The fine structure of spermatozoa of *Hydrolagus colliei*. - *J. Ultrastr. Res.*, 83(2) : 184-194.
- Stevens J.D., 1974. - The occurrence and significance of tooth cuts on the blue shark (*Prionace glauca* L.) from British waters. - *J. Mar. Biol. Ass. UK.*, 54 : 373-378.
- Stevens J.D., 1986. - Reproductive strategies in carcharhinid and hemigaleid sharks. In : *Indo-Pacific Fish Biology* (T. Uyeno ed.) : 933 (Abstr.). - Tokyo : Ichthyol. Soc. Japan.

- Stevens J.D. & Wiley P.D., 1986. - Biology of two commercially important carcharhinid sharks from Northern Australia. - *Austr. J. Mar. Freshw. Res.*, 37 (6) : 671-688.
- Sumpter J.P., 1976. - An annual cycle of plasma oestradiol and testosterone, and pituitary gonadotrophin, in the female dogfish *Scyliorhinus canicula* L. - *Gen. Comp. Endocrinol.*, 29 : 268-269 (Abstr.).
- Sumpter J.P. & Dodd J.M., 1979. - The annual reproductive cycle of the female lesser spotted dogfish, *Scyliorhinus canicula* L., and its endocrine control. - *J. Fish. Biol.*, 15 (6) : 687-695.
- Tagliafierro G., 1969. - Osservazioni istochimiche della ghiandola nidamentale di *Torpedo marmorata* e *Torpedo ocellata* durante il ciclo di attività gestativa. - *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, 37 : 5-26.
- Tanaka S., Hara M. & Mizue K., 1978. - Studies on sharks. Part 13 : Electron microscopic study of spermatogenesis of the squalid shark *Centrophorus atromarginatus*. - *Jap. J. Ichthyol.*, 25 (3) : 173-180.
- Teshima K., 1979. - Studies on sharks. XVIII. Classification and evolutionary development of Selachians based on their reproduction mode. - *Bull. Off. Natn. Pêch. Tunisie*, 3 (2) : 165-170.
- Teixeira Lessa R.P., 1982. - Biologie et dynamique des populations de *Rhinobatos horkelii* (Müller & Henlé, 1841) du plateau du Rio Grande do Sul (Brésil). - Thèse Dr. Spécialité « Océanogr. biol. », Univ. Brest, 238 p. + pl.h.t.
- Thiébold J., 1964. - Contribution à l'étude de l'organogenèse urogénitale et de son déterminisme chez un Poisson Elasmobranch : la petite rousette *Scyliorhinus canicula* (L.). - *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 98 : 253-347.
- Tricas T.C., 1980. - Courtship and mating-related behaviors in Myliobatid rays. - *Copeia*, 1980 (3) : 553-556.
- Tsang P. & Callard I.P., 1987 a. - Morphological and endocrine correlates of the reproductive cycle of the aplacental viviparous dogfish *Squalus acanthias*. - *Gen. Comp. Endocrinol.*, 66(2) : 182-189.
- Tsang P. & Callard I.P., 1987 b. - Luteal progesterone production and regulation in the viviparous dogfish *Squalus acanthias*. - *J. exp. Zool.*, 241 (3) : 377-382.
- Uva B. & Tagliafierro G., 1968. - Istomorfologia dell'ovidutto di *Torpedo marmorata* e *Torpedo ocellata* durante il ciclo di attività gestativa. - *Boll. Mus Ist. Biol. Univ. Genova*, 36 : 67-126.
- Van den Broek A.J.P., 1932. - Gonaden und Ausführungsgänge. In : *Handb. Vergl. Anat.* (L. Bolk ed.), 6 : 1-154. Berlin : Urban & Schwarzenberg.
- Vu Tan Tue, 1972. - Variations cycliques des gonades et de quelques glandes endocrines chez *Chimaera monstrosa* Linné (Pisces, Holocephali). - *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 14 (1) : 49-94.
- Wourms J.P., 1977. - Reproduction and development in Chondrichthyan fishes. - *Am. Zool.*, 17 (2) : 379-410.
- Wourms J.P., 1981. - Viviparity : the maternal-fetal relationship in fishes. - *Am. Zool.*, 21 (2) : 473-515.
- Wourms J.P. & Sheldon H., 1972. - Elasmobranch egg-case formation : epithelial cell origin of collagen. - *J. Cell. Biol.*, 55 (2, pt. 2) : 290 A (Abstr.).
- Wray R.R. & Wourms J.P., 1978. - Egg case ultrastructure in chimaeroid fishes, a morphogenetic problem. - *Am. Zool.*, 18 (3) : 601 (Abstr.).
- Yano K. & Tanaka S., 1987. - Reproductive organs of deep sea sharks, *Centroscymnus owstoni* and *C. Coelolepis*. - *J. Fish. Mar. Sci. Technol., Tokai Univ.*, 25 : 57-67.
- Yano K. & Tanaka S., 1988. - Size at maturity, reproductive cycle, fecundity, and depth segregation of the deep sea squaloid sharks *Centroscymnus owstoni* and *C. coelolepis* in Suruga Bay, Japan. - *Nippon Suisan Gakkaishi*, 54 (2) : 167-174.